

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY
JUN 16 1954

COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, C. D. MICHENER, A. RAINIER, T. UCHIDA

Volume I - Avril 1954 - Numéro 2

MASSON & Cie, ÉDITEURS - PARIS

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- P. H. CHRISTENSEN, Universitets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- C. D. MICHENER, Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas, (U. S. A.).
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1954

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**
 { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**
 { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
 b) Virement par banque sur compte étranger.
 c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

Mémoires originaux.

Studies of Caste Differentiation in <i>Myrmica rubra</i> L. 1. The Growth of Queens and Males, by M. V. BRIAN.....	101
Aspects sociaux des grandes fonctions chez l'Abeille. La théorie du superorganisme, par RÉMY CHAUVIN	123
Futtersaftsekretion und Instinktverfassung bei der Honigbiene, von G. GÄTZE..	131
Ueber die Einwirkung von begiftungen mit neuzeitlichen Insektiziden auf soziale Verhaltensweisen von Ameisen, von WERNER KLOFT	139
Recherches sur le cycle chromosomique de la Fourmi fileuse <i>Ecophylla longinoda</i> Latr. (Hyménoptère <i>Formicoidea</i>), par A. LEDOUX.....	149
Organogenèse des nerfs et des trachées alaires du Termite <i>Calotermes flavicollis</i> Fab., par GASTON RICHARD.....	177
CORRESPONDANCE	189

Nouvelles de l'Union.

La vie des sections.....	191
Travaux publiés par des membres de l'Union.....	199

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Comité de Rédaction :

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, C. D. MICHENER, A. RAINIER, T. UCHIDA

TOME PREMIER

N° 2

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

1954

I

MÉMOIRES ORIGINAUX

STUDIES OF CASTE DIFFERENTIATION IN *MYRMICA* *RUBRA* L.

1. THE GROWTH OF QUEENS AND MALES

by M. V. BRIAN

Zoology Department, Glasgow University (1).

INTRODUCTION

This is the first of a series of papers describing studies of caste differentiation in the widely distributed palaeotemperate ant *Myrmica rubra* L. of the form *macrogyna* (BRIAN and BRIAN, 1949). Preliminary reports of this work have already appeared (BRIAN, 1951, 1952). Whilst the problems of caste are being attacked in a variety of ways by numerous workers today, the approach to be described here follows the line earlier explored by EZHIKOV (1923, 1926, 1929, 1934), and later by WESSON (1940). The former worker satisfied himself that the larger hibernating larvae in *Myrmica* usually develop into queens, but in some years may not do so with the result that the usual seasonal sequence: queens, males, workers, is converted into one of workers, males, workers. Starvation in varying degrees of these larvae yielded either queens or workers but never intermediate forms nor intermediate ovarian development. In these last respects he was evidently unfortunate, for intercastes have been regularly produced in the work to be described provided food is withheld at a particular stage of development.

It was with an allied genus of ants, *Leptothorax*, that WESSON (1940) later produced evidence indicating that starvation reduced the frequency of queens in cultures, and he also discovered the importance of an overwintering effect conferring queen potentiality on larvae, a factor also operating with *Myrmica* as will be shown. The effect on hibernating larvae of *Myrmica* of differences in food supply produced, not by food rationing, but by varying the number of nurses with a fixed number of larvae has been described (BRIAN, 1953). The ratios required for queen production were such as normally occur in wild colonies (BRIAN, 1950),

(1) Now of the Nature Conservancy, Furzebrook Research Station, Wareham, Dorset.

no excessive hyper-ratio of workers to brood being required. Thus the evidence that large hibernating larvae of *Myrmica* were queen-potential but still caste-plastic was considerable. Nevertheless, as in all these experiments some mortality of larvae occurred, the possibility remained that a differential survival of non-plastic caste-differentiated forms was taking place. The experiment described in the next section of this paper disposes of this possibility.

Once this point was established, attention was turned towards the growth and development of individual larvae. Methods of individual culture were developed, and at first only weight was recorded day by day, the maturity and femininity (that is degree of queeness) being studied after fixation and staining of sample larvae. In this way the main properties were sketched out in a statistical sense. But the development of a technique of measuring maturity and femininity on living larvae day by day simultaneously with weight, increased the power of the method enormously. In this paper these later methods are described, and the results of their application to queen-forming females and to males presented. Further papers in this series will deal with the growth under optimal conditions of worker-forming larvae: the growth after starvation at various stages, the effects of winter and of cold treatment on growth and the causes of size differences between larvae in winter.

THE CASTE PLASTICITY OF LARVAE IN WINTER

Mortality of larvae was successfully reduced by culturing small groups of larvae with, in all cases, a superabundance of vernal (1) workers, and by introducing the nutritional variant as a period without access to protein at the beginning of culture; in this period, all other requirements (water, sugar, heat) were available. Thus after a period of deprivation, the larva was supplied with all the protein it could assimilate.

In the experiment to be described, the largest larvae (more than 2.0 mg. in weight) were removed from a hibernating colony, and formed into groups of four, each with twenty workers. Five of these cultures were then cultured optimally, and five after ten days without protein. The former set yielded twenty queens without loss, and the latter set eighteen workers with the loss of two individuals of unknown caste. Making the conservative assumption that the two lost ones were queens, it is possible to calculate that such a segregation from a dimorphic population (of forty individuals in the proportion observed) would have a probability of less than 10^{-8} . This data alone therefore may be taken as establishing satisfactorily that at hibernation caste is still plastic, and that shortage of protein at culture temperatures can prevent the realisation of queen potentiality. Ten days of warm proteinless pretreatment was clearly adequate

(1) See next section for explanation of this term.

to tip the caste balance completely. Following this, periods of 2, 4, 6, 8 and 10 days were tried, using in all other respects the same method as previously. Four larvae were cultured by twenty workers, and the results in the same sequence were: 4 queens, 2 queens and 2 workers, 4 workers, 3 workers and one lost, 4 workers. Thus six days was adequate in all cases for the destruction of queen potentiality, four days being enough in some cases. This period has since been found to be remarkably constant from colony to colony.

INDIVIDUAL REARING

Colonies were collected from the field and stored at 4° C. As required, larvae and workers were removed for culture (no other stage is present at this time). Larvae reared individually were cultured in 4 × 1 inch glass tubes, with a moist pad of cotton wool at the bottom, and plugged by cotton wool enclosed in nylon. The nylon prevents the workers from tearing at the cotton wool and so misdirecting their energies; they are unable to grip nylon. Finely crystallized sugar and *Drosophila* larvae were added as required to provide a continually fresh food supply. Each larva was given four workers which had previously been brought to full functional activity by three weeks preculture. Such workers are called vernal workers because they are in the condition found in natural colonies in May (1). Cultures were incubated at 25° C and 100 % relative humidity.

Each larva was removed daily or every other day, on the tip of a moist brush for examination and measurement. No anaesthetics to quieten the workers were used, as these had been found in preliminary experiments to interfere with growth. Thus nitrous oxide, carbon dioxide, nitrogen, chloroform and ether all showed deleterious effects on either workers or larvae, whereas daily shaking or other mechanical disturbance showed none. After practise it was possible to slip the brush in, attract the workers attention by a light movement at one side of the group, and slip the larva out without the necessity for a struggle for possession.

The larva was weighed on a torsion balance. It was then placed in water on a slide, covered by a thin slip of glass, and examined under a high power stereoscopic microscope. Using powerful heat-screened, transmitted light, it was possible to record the condition of the leg buds and measure the area projected by them on the larval cuticle with a squared eye-piece micrometer. Similarly for the wings which in case of difficulty could be located behind an elevated ridge of cuticle in the appropriate segment. The forewing and hind pair of legs were invariably used. Finally, by lying the larva on its side the position of the supra-oesophageal ganglion

(1) In the laboratory at 25° C. the brood processes that take 26 weeks under natural conditions take only 12-13 weeks, that is, are roughly doubled in speed. In the British Isles the active seasons ranges from mid-April to mid-October covering precisely the seasons vernal, aestival, and serotinal.

(brain) which moves from the head into the prothorax could be recorded. This was measured in tenths of its total length along its ventral side.

THE INDICES OF MATURITY

Here it is proposed to describe the changes in larval parts which have been used to mark the stages of development in the third and final instar. They were adopted tentatively at first, but the simplification they have brought about has abundantly justified their use. For the first stage of post-hibernation growth the brain position has been used, for the second stage the degree of leg segmentation.

Brain position.

At the beginning of the third instar the brain lies wholly within the head-capsule; from here it slowly moves out until it is entirely in the prothorax where the adult head develops around it. The cause of this movement is unknown: it may perhaps be that it is pushed out by the growing antennal buds, or it may be pulled back in the adult head capsule rudiment as a result of the change in the shape of the larval body. For as it grows, the larva first fills out the loose cuticle of the abdomen, then of the thorax (the head capsule is not expansible) and then expands these further in some unknown way. This causes the head which at first is flexed ventrally so that the mouth points towards the anus, to move round even beyond the right-angled position.

Whatever the mechanism involved, change in brain position is always associated with growth in any individual larva. But it is not an index of size alone, for larvae vary in size considerably at a particular brain position. Whilst it is moving, the adult rudiments: leg, wing, etc. increase in size but do not visibly differentiate; once it has entered the head, they continue to do so, but in addition the legs segment. It is the fact that this sequence happens universally in larvae of different sizes that is the main justification for the use of the brain position as an index of maturity. The period when the brain is moving is termed the presegmentation or 'A' period.

But the brain position has not been used uncritically. It is likely for example that in recording its position to the nearest tenth of its length, a greater impression of accuracy has been given than is warranted; errors of measurement, and biological variability will no doubt combine to make only half as many positions valid. It is important that larvae compared by this method be in comparable feeding condition, for starvation causes a recession of the brain into the head. Chemical fixation also alters its position. Nevertheless, provided care is exercised, its utility as an index is considerable. During winter the larvae show brain-positions ranging from 0.0 (i. e. entirely within the head) in the smallest, up to 0.7 towards

the thorax in the largest. The inference that they vary in maturity is confirmed by direct observation, for the smaller ones are produced later in the summer.

Leg segmentation.

The development of the legs of ants was first described in *Myrmica* by GANIN (1876 in Russian); in *Formica rufa* by DEWITZ (1878); and in *Lasius flavus* by NASSANOW (1886 in Russian) and by KARAWAIEW (1898). The

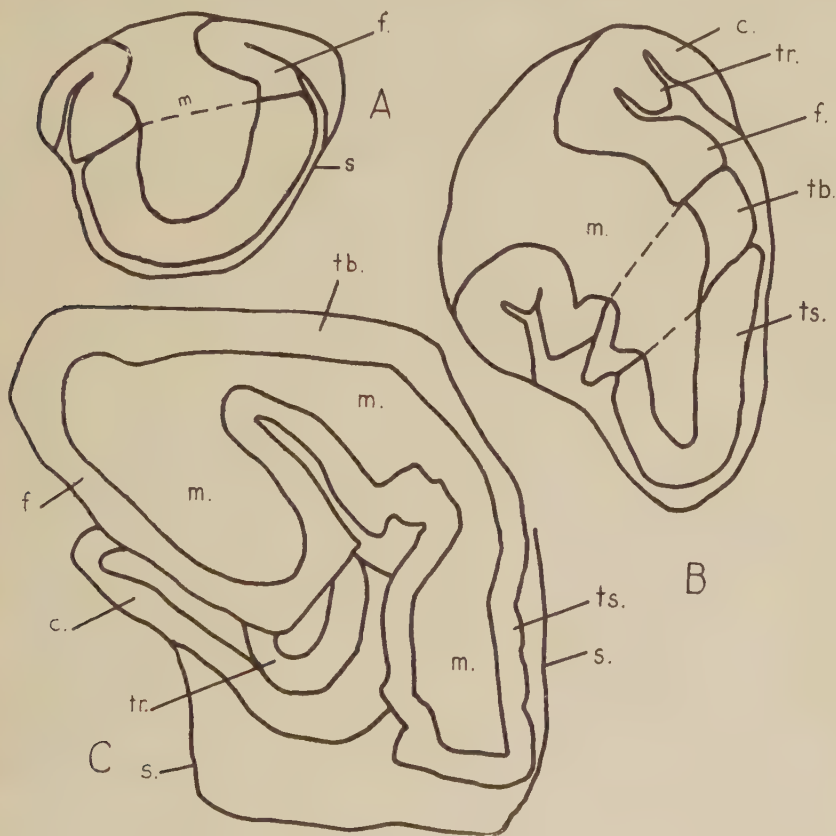


Fig. 1. — The right hind leg seen through the ventral body wall. A, 2. segmented; B, 3. segmented; C, a stage in elongation; all to scale with the top edge of the paper representing the anterior end of the larva. c, coxa; f, femur; m, mesoderm; s, sheath; tb, tibia; tr, trochanter; ts, tarsus.

process appears to be very similar in all these types, and the best account is that of DEWITZ. As in none of the above was segmentation the primary process of interest, it will be as well to redescribe the changes that take place in *Myrmica* with their use in the present study in mind.

In hibernating larvae the leg buds are simple sacs enclosed in a sheath, larger in larger larvae, and when seen through the ventral cuticle, roughly

circular in projection. They can be located in the appropriate segments under a ridge of cuticle (running parallel to the intersegmental groove) which overlies the zone of the hypodermis from which the peripodial sheath originates. During the 'A' phase of growth, the buds increase in size (as with *Pieris* according to EASSA, 1953), and the bud itself assumes an antero-posterior orientation with base forwards. The size of the bud is an index almost as good as the brain position, for as will be seen the two correlate closely; but of far greater use is the next phase when formation of the leg segments takes place.

The first split, transverse to the longitudinal axis of the bud is usually about one third of the way from base to apex (fig. 1). When this has occurred the leg is referred to as 2-segmented. The next split takes place in the distal of these two segments giving a 3-segmented form. The segments are, from apex to base: tarsus, tibia and femur. It is their development that covers an important period of growth and provides an invaluable index of maturity. It should be emphasised that these segments are deeply incised and can be separated by microdissectors into distinct parts; they are not superficial annuli.

The next stages in leg development accompany a turning movement: the base of the leg begins to move, at first outwards from the mid-line, and then back to lie beside the apex. This expansion combined with a loosening of the old from the new cuticle enables the sheath to open out and join with spreading ridges of embryonic material to form the body-wall of the adult. Hence these movements take place in haemolymph between the old cuticle and the new. Further differentiation of the tarsus produces rings which mark its subdivisions; these are more superficial than those separating the major segments. The sheath where it joins the leg bud is thickened, and differentiated into two concentric rings: a smaller trochanter, and a larger coxa. The asymmetry of each segment caused no doubt by a compression on one side should be noted. The compressed parts give the impression of extending towards the same locus as that the leg base is approaching, a fact which may indicate a local growth gradient. The tibial spur seems to be formed in this way. It is during this stage that the larva stops feeding and the head becomes occupied by the distal segments of the antennae, and of the mouth parts. It is referred to as the 'turning' stage and symbolized in the tables, *t*.

Once the leg members are defined, and the base brought round to the apex, there is a phase of elongation which goes some way to produce the slender leg form of the adult. The tarsal-tibial join with the tibial spur retains approximately the same position in relation to the leg base but the tarsal apex moves posteriorwards and the tibia-femur join is moved anteriorwards. Thus in the end, the leg comes to have a bulbous coxa formed from the sheath base, a small ring-like trochanter similarly formed, a femur passing forwards, a tibia doubling back alongside the femur, and a tarsus going even further back. The act of defecation follows these developments and the so-called prepupal phase (not as is sometimes

thought an instar) is entered, wherein the external form of the adult is roughly laid down in plastic material. The animal next ecdyses, emerging from the old larval skin in the thoracic region by a dorsal mid-line fracture. Curiously enough the antennae are drawn down to the apex of the abdomen through their tip being retained in the old larval head, and the legs are similarly drawn out as the skin moves over them. Nevertheless they, though not the antennae recoil into the folded position. They and the thorax are then inflated as is the head and its appendages by distention with haemolymph caused by formation of the petiole and the telescoping of the posterior abdominal segments. These events resemble those described for *Formica rufa* by RATZEBURG (1832) and for *Lasius flavus* by NASSANOW (1886 in Russian) who is extensively quoted by KARAWAIEW (1898).

The cuticle then sets and loses all plasticity. The size of the legs in the pupa thus formed is approximately that of the adult and is somewhat larger than in the prepupa, e.g. the tibia is three times as long. From pupa to adult, the main change in form of leg is towards greater slenderness and hairyness. Thus the development of the leg can be briefly summarised as follows: general growth in size of bud and orientation longitudinally (,A' period); production of the three distal segments (,B' period); formation of coxa and trochanter and of tarsal subdivisions, movement of base to apex, emergence from sheath and finally, elongation within the intercuticular haemolymph (,C', period). Feeding stops in the last period which is comparable with the cocoon spinning stage of other ants. It is terminated by the well defined act of defecation which introduces the prepupa; later, ecdysis enables the pupal form to be assumed. The subdivisions of the larval periods are: ,A'-brain positions 0 to 1 by tenths; ,B'-leg segmentation 1 to 3 with transition stages symbolised $1\frac{1}{2}$ and $2\frac{1}{2}$; ,C'-turning, *t*, and elongation, *e*.

Although the segmentation of the leg begins whilst the larva is still feeding in those ants that have been studied, this does not appear to be normal in Hymenoptera. According to OERTEL (1930) leg segments are not visible in the honey-bee worker (*Apis mellifera* L.) until 70-75 hours after the cell has been sealed. This is 50 hours after it has defecated and spun a cocoon and therefore presumably stopped feeding. The legs appear to bend before segmentation rather than after it. TIEGS (1922) states that leg segments do not appear in the Chalcid *Nasonia* until after defecation. In *Encyrtus*, another Chalcidoid, the legs fold before segmenting as in *Apis* (BUGNIN, 1891); segments are only clearly discernable once the cuticular loosening prior to ecdysis into the pupa has commenced.

THE INDICES OF FEMININITY

Definition.

There is no doubt that in natural colonies the adult female population is dimorphic. This has been noted by a long series of investigators, and my own searches have fully confirmed the fact. If intercastes occur naturally they form a very small proportion indeed of the total population, certainly less than 1 %.

In *Myrmica* as with most ants, the morphological distinction between queen and worker is concerned with gross size and with a number of structural characters: ocelli, thoracic shape, size, and surturation, wings, ovary, external and internal genitalia, etc. Four key characters have sufficed in the present study: the degree of cuticular manifestation of ocelli, the degree of development of the surture between the pronotum and the mesoscutum, the degree of development of the wings and the number of ovarioles in the ovary. In this respect queens have the following composition: three large ocellar lenses, a clear surture, full wings and eight ovarioles in each ovary. Workers show: at most very small lenses in the ocelli, no surture, no wings, and ovaries with single ovarioles. Intercastes are defined as those forms showing intermediate characters in one or more of the four categories, or in possessing a set of characters drawn from both extreme types.

The variation in ocellar development in workers is considerable. There is always a slight darkening of the cuticle in the three ocellar sites, best seen at emergence from the pupa, before the general reddening of the body obscures it. Pits similar to the setal pits which are widely distributed on the dorsal surface of the head, are present, one in the centre of each pigment spot. A further degree of development shows these pits enlarged to two or three times the diameter of the setal pits, with clearly translucent lens-like covers. This affects the lateral ocelli which normally are equally developed, the median ocellus rarely appearing larger than a setal pit. In queens, all three ocellar lenses are equally developed, and, in their maximal width at least six times the diameter of a pit.

Whereas the above serve to classify the adults, in the study of growth in the larval stage, only three indices have been used: weight, wing area, and ovary size and form. Only the first two can be continuously observed in a growing larva: the weight with a torsion balance, and the wing, since, like the leg it lies close against the transparent cuticle. The ovary is invisible for it lies in the inner layer of fat-body against the gut-wall. Its development has therefore been inferred from a study of a series of fixed, dissected and stained individuals. The developmental changes in these three indices can now be described.

Weight.

In this study the range in weight of queens produced under optimal conditions has been from 5.6 to 8.4 mg.; of workers from 3.0 to 5.4 mg. leaving only a very small zone of separation, 0.2 mg. Moreover, one anomalous queen (so defined on developmental grounds) weighed only 4.8 mg. but this does not affect the validity of the generalisation. The intercastes have ranged from 4.5 to 5.8 mg. thus covering the intermediate zone. Defecation causes a loss in weight of 0.5 to 1.0 mg. depending on the size of the larva. Variations in weight due to the amount of fluid in the bladder (hind-gut) are only of the order of 0.1 mg., and if the bladder is full, the larva usually urinates on being gently rolled on filter paper. Nevertheless the weights are only accurate to 0.1 mg.

The wings.

Wing development has been fully described for *Formica rufa* by DEWITZ (1878), and the process in *Myrmica* is similar. NASSANOW (1886) and KARAWAIEW (1898) have also mentioned the subject in connection with *Lasius*

flavus. In hibernating larvae, the wings vary in degree of development from mere cup-like depressions of the hypodermis with basal thickening (in the smallest) to completely involuted sub-spherical buds with thin sheaths (in the largest larvae). They lie in the lateral body wall and are connected by germinal strands (which as already described, subsequently

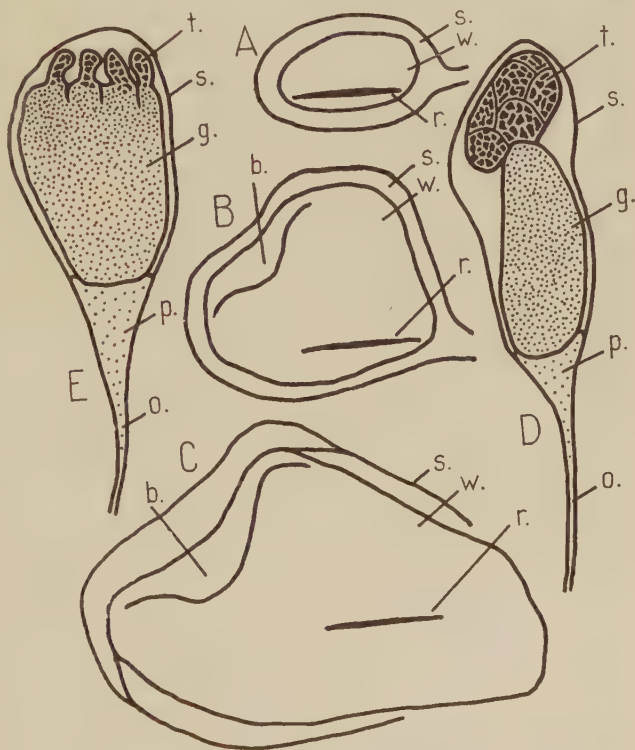


Fig. 2. — Stages in the development of the right forewing (seen through the cuticle) and of the ovary. A, wing of large hibernating larva; B, wing of larva in 2. segment leg stage; C, wing of larva in *t* stage; D, ovary of hibernating larva; E, ovary of larva in 2. segment leg stage; each set to scale and all wings similarly orientated with top edge of figure anterior. Wing: *b*, wing base; *r*, ridge in larval cuticle; *s*, sheath; *w*, wing. Ovary: *g*, germarium; *o*, oviduct; *p*, pulp; *s*, sheath; *t*, rudiment of terminal filament.

become the ventral body wall) with the leg bases (fig. 2). Overlying them, on the external surface of the cuticle (in the third instar) is a ridge, parallel to the intersegmental rings which marks the zone in the hypodermis from which the wing sheath passes inwards. The ventral end of this ridge at first coincides with (or, more strictly, immediately overlies) the wing tip, and development of the wing is largely a matter of change in shape and position relative to this mark. The main events in the queen-forming larvae may be summarised as follows: the wing is at first elliptical in shape with the long axis parallel to the intersegmental rings, but it changes by an enlargement of its dorsal region which takes place partly along the axis and partly in a more anterior direction (as if two growing points existed), to form a cordate shape. This shape is characteristic of wings when legs are two to three segmented. Next comes a phase in which the apex grows ventrally away from the cuticular mark, and so producing an increasingly ovate form. By the time that the leg buds are turning the sheath is very much thicker near the base of the wing than near the apex, and an unfolding movement similar to that affecting the leg brings the wing into the haemolymph that separates the old and new cuticles. During leg elongation, a further change in wing shape occurs: it elongates at the expense of the basal thickness, which is so reduced as to yield at the time of defecation an elongate spathulate wing. This is held out a short distance from the body wall, to which it is parallel by a projection at right angles, formed from the sheath base (comparable with the coxa). Whereas the forewing area increases from about 4 units to about 50 by the leg elongation period, it reaches about 150 units shortly after defecation. During pupation inflation doubles the size of the fore-wings as well as bringing the smaller hind-wings so that they lie under them, instead of as previously, behind them.

The ovary.

EZHNIKOV (1923) has considered the development of the ovaries in ants. They lie laterally in the inner layer of fat-body against the mid-gut in the fifth abdominal segment. In *Myrmica* they do not appear to be attached to the dorsal diaphragm or to each other. Each consists of an ellipsoidal germarium the walls of which are continuous with the lateral (mesodermal) oviducts which extend as delicate strands down to the seventh abdominal sternum (fig. 2). In the broad part of these, following their position of departure from the germarium is an epithelial plug. At the other end (dorsal) is a rosette of knob-like terminal filament rudiments. The whole is enclosed in a loose peritoneal sheath.

In queen-forming larvae, the germarium at first enlarges, and by thrusting open the neck of the rosette disperses the knobs over the dorsal end. At the same time as the first transverse split appears in the legs, longitudinal splits can be detected in the germarium near the terminal filaments.

These progress ventrally, forming the ovarioles, each associated with one of the knobs of the rosette. Division is complete by the time leg-turning commences. The similarity in principle, of the two developments, leg and ovary, needs no stressing.

After defecation, the collapse of the gut, and the lysis of the fat-body enables the ovaries to come together in the mid-line, attached at the tips of the terminal filaments (the peritoneal sheath disperses at this point) just below the dorsal diaphragm, still in the fifth abdominal segment. In the pupa these filaments begin a process of enormous elongation towards their adult fixation point on the dorsal diaphragm in the forward region of the gaster (fourth abdominal segment). Compared with this, the germarium elongates but slightly, and it is quite likely that its descent to meet the internal genitalia is aided or even caused by the passage of some of the mid-gut contents into the rectum. For, in the early pupal stage, before the eyes are dark red, the hind gut is undifferentiated and empty, whilst the mid-gut is distended and carries the germaria on its dorsal surface. With the differentiation of the hind-gut into a tubular large intestine and a rectum, about half the fluid of the mid-gut is passed through. The consequent reduction in size of the mid-gut (stomach) must facilitate if not actually cause the drop of the ovary down towards the approaching internal genitalia, which they meet and join just below the large intestine. The mesodermal oviduct is thus entirely replaced by branches of the median ectodermal ducts. For the adult abdominal structure the well known work of JANET (1902) should be consulted.

The development of the ovary in *Hymenoptera*, has been much neglected, as WEYER (1928) observed in his treatise on the ovaries in adult workers. In *Formica rufa* L. according to EZHIKOV (*loc. cit.*) the process is similar to that in *Myrmica* except that there are about five rosettes instead of one and these collectively lead to the formation of about 45 ovarioles in each ovary of the mature queen. The development of the ovary in the queen honey-bee (*Apis mellifera* L.) is different from this, for the formation of ovarioles begins early in the larval stage by the splitting of what are at first no more than small lumps on the dorsal surface of the germarium, an activity which continues throughout the larval stage until as many as 150 ovarioles are formed in each ovary (ZANDER, 1916). Then in the prepupal and pupal stages the ovary drops and elongates as in ants and recognisable terminal filaments appear. The lumps on the dorsal surface of the young ovary which divide and grow into ovarioles may be homologous with rosette precursors in *Formica rufa*. Whereas in the bee their division is followed immediately by the division of the germarium, in the ant this splitting does not spread to the germarium at first, with the result that the characteristic rosette of terminal filament rudiments is formed. Such rosettes appear to be peculiar to ants and their importance will become clear in the paper on worker ontogeny which follows.

The time of formation of ovarioles in *Hymenoptera* must be very variable, for TIEGS (1922) says of *Nasonia* (*Chalcidae*) that formation of

the ovarioles, in this case by inflexion of the epithelial walls takes place after defecation. The same applies to the testis whereas in *Myrmica* this is already segmented at the beginning of the third instar. *Pteronidea* (*Nematus*) (*Tenthredinidae*) bears a closer resemblance to *Myrmica*, for the ovary splits during the last (fourth) larval instar (SANDERSON, 1933). As in *Myrmica* too, the testicular follicles are already present at the beginning of the last instar.

NORMAL ONTOGENIES

Method of presentation.

For the sake of brevity, the single word *ontogeny* is used to refer to all the data collected from an individual larva: the daily weights, the leg and wing areas, and the brain positions. The condensation of this mass of data so as to produce as succinct a description as possible has caused much trouble. Rather than group according to the sex, size and maturity at the time incubation started which is then all that is known, the data has been grouped according to the form of the adult end-product: male, queen, intercaste, or worker, as defined earlier.

Each of these form groups has sometimes been further subdivided (according for instance to the initial size of larvae or to the type of segmentation period), and then the ontogeny of an average individual computed. Even so a difficulty arose concerned with how to co-ordinate the ontogeny data in each group, for the individuals vary in the number of days from start to finish, that is, in the length of the ontogeny series. Fixing them all at the start and averaging each metric day by day for all the members of a given group caused difficulty at the end, when some dropped out due to earlier defecation than the others. Moreover the variance of the daily items was so large as to render the means of doubtful utility. Fixing at the other end—at defecation—and counting time backwards not only enabled all members of the group to contribute to the important segmentation period but reduced the variance appreciably. Of course the early part of the 'A' period suffered as a result but this has not proved a serious disadvantage.

The reduction in variance in all the data of the ontogenies proved to derive from a greater congruity of maturity stages produced by this second method. The larvae that were grouped tended to be in nearly the same developmental stage on any particular day (as well, of course as on their final day), and whereas it was obvious that each maturity index had a characteristic leg and wing area associated with it, the results showed, too, that the weights were similarly associated although not so closely. Thus to produce useful averages with minimal associated variance it was necessary to aim at a method of co-ordination giving maximum congruence of maturity indices.

A method referred to as that of ,B'-concurrence was finally arrived at. It was noticed that the ,C' period was of either one or two days duration. Since all queens and males had nearly identical ,B' period segmentation programmes, lasting five days, connection at defecation led to complete congruence in this period only if the ,C' periods were the same. Dissimilar ,C' values caused the series to be one day out of step. Good reasons for neglecting the ,C' period could have been found, for in any case it only provided data about weight as the other factors were unmeasurable. But the discontinuity of the duration of the ,C' period probably arose as an artefact through too infrequent inspection of a continuous process lasting between one and two days, and perhaps varying normally about a mean (1). It was therefore decided to pool the weights for both days of the 2-day types so that they could be averaged with the 1-day types.

With the difficulty of the ,C' period removed it was possible to co-ordinate the ontogenies by conjunction of whole ,B' periods, and since this led in fact to a complete congruity of the maturity indices in this period it is suitably styled the method of ,B' concurrence. Thus the search for an efficient average revealed the importance and confirmed the validity of the maturity indices. A large part of the daily variation even in weight vanished when a method of co-ordination was developed which produced the maximum possible daily congruence of maturity stages. In the section on queens that follows, the advantages of this method over that of defecation linkage will be illustrated.

In the tables the data for each day (or each two days with linear interpolation where needed) has been averaged and presented together with the full range of variation. The more usual procedure of supplying a standard error might be misleading for it is doubtful whether it is mathematically justifiable. Graphs involving weight have always been plotted semi-logarithmically viz. log weight against time. The slopes of these growth curves then give the specific growth rate or rate per unit mass, which provides a weight-independant measure of growth activity. Thus valid comparisons of larvae of different weight can be made. Moreover many of the simple growth curves (those that bend upwards) become straight lines, and others (those that are sigmoid) become convex curves when plotted logarithmically (MEDAWAR, 1945).

A few individuals have shown unusually frequent periods of quiescence, when either growth or development or both have stopped for a few days. These have been left out of the averages and treated as anomalies; in each section their number is stated, but detailed treatment is deferred until the ontogenies of workers and intercastes have been given in the next paper.

(1) This cannot be definitely stated for a diurnal rhythm may have existed even though the environment was constant.

Queen ontogenies.

Altogether the ontogenies of 21 queens cultured in February have to be described. These were derived from larvae ranging in weight in winter from 0.7 to 2.6 mg. The smallest female larvae weigh 0.3 mg., and thus the queens were drawn from a large range in weight, but not including the very smallest sizes. The weights after defecation (approximately the adult weights for only a slight loss takes place during pupation) range from 5.6 up to 8.4 mg. and are correlated with the winter larval weights ($r = 0.73$, $p < 0.001$).

For comparison, these 21 larvae have been divided into two groups: 13 small (less than 1.5 mg.) and 8 large (more than 1.5 mg.). Within each of these groups, the individuals with ,C' periods of one day have been treated separately from those with ,C' periods of two days, so that two of the methods of co-ordination linking at defecation, and concurrence of ,B' periods can be compared (within a ,C' group these are of course identical).

The eight large larvae gave daily developmental series in the ,B' and ,C' periods as in Table 1. They thus show striking uniformity in the ,B' period, whilst the two ,C' types are nearly equally represented. The average growth curves have been plotted in fig. 3. The two curves can, by visual manipulation be seen to fit better (and hence carry less variance) with ,B' concurrence than with defecation linkage. Even so, one lies wholly above the other, but without making several observations each day which would cause an undesirable degree of interference, further congruence cannot be obtained. The full details for these eight queen onto-

MATURITY SERIES IN ,B' PERIOD.					FREQUENCY OF ,C' TYPE.		SUM.
					1 day.	2 days.	
1	1 1/2	2	2 1/2	3	4	3	7
1	1 1/2	2	2 1/2	2 1/2	1	»	1
					5	3	8

TABLE 1. — Large-larvæ queens: daily developmental series in the ,B' period (types and frequency), and the frequency of the two ,C' period types (*).

(*) Maturity indices explained in text.

genies, combined by ,B' concurrence are presented (Table 2). It will be noticed that the variation in the ,A' period is small; that the leg and wing areas overlap only rarely and slightly from day to day, and that the weights although they overlap from day to day, do not do so appreciably if considered in two-day intervals.

The growth rate is astonishingly steady, almost constant at 0.8 mg. per day up to the end of the feeding period. Then after a day with little

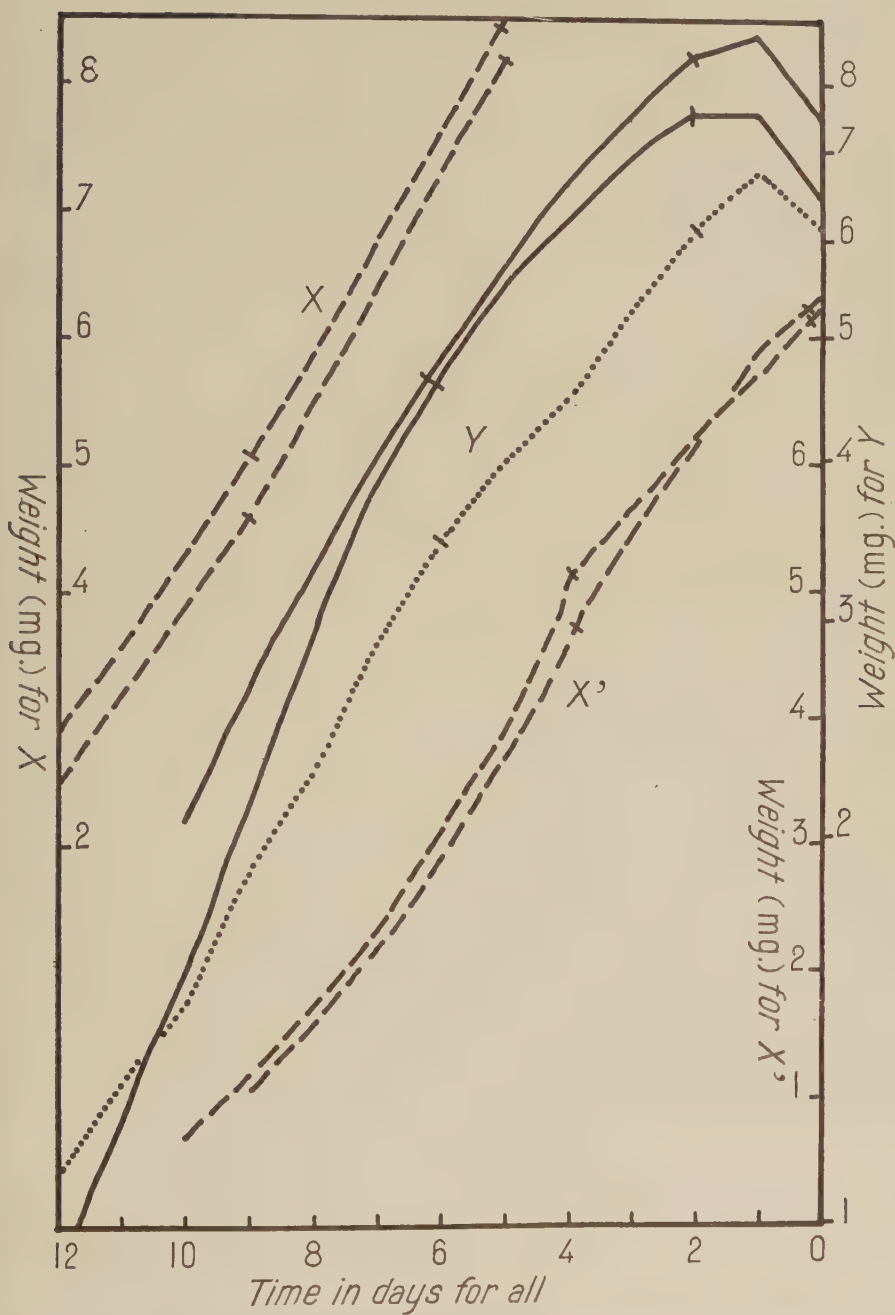


Fig. 3. — Growth curves with arithmetic (X and X') and logarithmic (Y) ordinates. The B period is demarcated on each. X: large queens, two C types, upper C = 2, lower C = 1; X': small queens, two C types, upper (in A period) C = 1, lower C = 2; Y: average curves for queens (full lines: upper, large; lower, small) and males (dotted line).

change the meconium is ejected with a weight loss of about 1 mg. The specific growth rate (fig. 3) declines slightly throughout, but especially after the third day. Ten days is the modal period to defecation, but two larvae took 11 days; of this ten days, five comprise the ,B' period, three or four the ,A' period, and one or two the ,C' period. In the ,A' period the movement of the brain is steady, averaging one tenth per day with very little variance. Leg and wing area increase at increasing rates (their volume must of course increase even more rapidly) and the former although initially larger than the wing is overtaken immediately after the 2-segment leg stage. In general, the uniformity of behaviour justifies the calculation of the averages.

Turning now to the 13 smaller larvae that yielded queens, the daily developmental series of 12 of these were as in Table 3. One treated as an anomaly had a series as follows: 1, 1, 1 ½, 1 ½, 2, 2, 2 ½, 2 ½, 3 ½ with a 2-day ,C' period. Thus for the 12 normal larvae the ,B' period series are remarkably uniform. Here the 2-day ,C' forms are in a minority, a fact which may reflect the existence of a shorter real period. As before, ,C' type groups have been figured separately so that visual comparison of the two methods of co-ordination can be made. Again maximum congruence is obtained with the ,B' concurrence method and the whole set of ten have been so grouped and averaged, and their ranges presented (Table 4).

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			LEG AREA.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
,C'	d	d	d	7.0	7.5	8.4							8
	t-e	t-e	t-e	8.2	8.7	9.0							8
,B'	2 ½	3	3	8.0	8.3	9.0	20	27	30	24	33	40	8
	2	2 ½	2 ½	7.1	7.4	8.2	18	21	23	19	24	28	8
	2	2	2	6.0	6.6	7.5	14	16	16	12	16	17	8
	1 ½	1 ½	1 ½	5.1	5.7	6.6	12	13	13	9	12	13	8
	1	1	1	4.2	4.8	5.6	9	10	11	8	9	10	8
,A'	0.8	0.9	0.9	3.4	4.0	4.8	7	8	9	5	6	8	8
	0.7	0.8	0.8	2.5	3.3	4.0	4	6	7	3	4	5	8
	0.6	0.7	0.8	2.1	2.7	3.1	4	4	4	2	3	4	8
	0.5	0.6	0.6	1.6	2.1	2.6	3	4	4	2	2	2	7

TABLE 2. — Summary of the ontogenies of queen-forming large larvae: averages and range of variation (*).

(*) Weight in mg., leg and wing areas in arbitrary units, maturity indices explained in the text.

Although the ,B' periods are identical for both groups of larvae, the ,A' periods of the smaller ones are longer: of 5 to 7 days. During this time, the brain, beginning further forward changes its position regularly

by 0.1 per day, the same rate as in the large larvae. The time taken to reach defecation was 12 days in 5 cases, 13 days in 5 cases, 14 days in one case, and 15 days in one case, and is thus always longer than with initially large larvae. The smaller larvae are smaller on the average than the others at all equivalent developmental stages up to the beginning of the segmentation period; that is to say they are smaller *individuals*, and only part of their initial smallness is due to relative immaturity. At the beginning of the ,B' period the mean approaches to within 0.1 mg. of that of the larger ones, but this is not maintained, and it falls away more and more until after defecation when they are 1.1 mg. lighter on the average. The range too, is almost identical for the two groups at the start the ,B' period. This very rapid growth during the ,A' period is their outstanding feature. Nowhere else has such a consistently high specific growth rate

MATURITY SERIES IN ,B' PERIOD.					FREQUENCY OF ,C' TYPE.		SUM.
					1 day.	2 days.	
1	1 1/2	2	2 1/2	3	9	2	11
1	1 1/2	1 1/2	2 1/2	3	1	"	1
					10	2	12

TABLE 3. — Small-larvae queens: daily developmental series in the ,B' period (types and frequencies), and the frequency of the two ,C' period types (*).

(*) Maturity indices in text.

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			LEG AREA.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
,C'	d	d	d	5.6	6.4	7.8	»	»	»	»	»	»	12
	t-e	t-e	t-e	6.6	7.5	8.8	»	»	»	36	45	52	12
,B'	3	3	3	6.1	7.5	8.5	23	24	25	30	33	36	12
	2	2 1/2	2 1/2	6.0	6.9	7.8	18	19	21	16	25	29	12
	1 1/2	2	2	5.6	6.2	7.1	12	15	17	15	17	20	12
	1 1/2	1 1/2	1 1/2	4.9	5.5	6.7	11	13	14	11	13	15	12
	1	1	1 1/2	3.7	4.7	5.2	9	10	11	7	9	11	12
,A'	0.8	0.9	1.0	2.5	3.8	4.3	7	8	9	4	6	8	12
	0.6	0.8	0.9	1.9	3.0	3.3	5	6	8	3	4	6	12
	0.6	0.7	0.7	1.4	2.2	2.8	4	5	6	2	3	4	12
	0.4	0.6	0.7	1.2	1.6	2.3	3	4	5	1	2	3	12
	0.3	0.5	0.6	1.0	1.2	1.9	2	3	4	1	1	2	12
	0.1	0.3	0.5	0.6	0.8	1.0	2	3	4	1	1	1	9
	0.3	0.3	0.3	0.7	0.8	0.9	3	3	3	1	1	1	2

TABLE 4. — Summary of the ontogenies of queen-forming small larvae: averages and range of variation.

been encountered in these studies. No doubt it is this that enables them to attain queen form.

The growth of the legs and wings is similar to that in the large larvae. A little more information is available for the late periods of development for in a few cases measurements of the wing could be made in the *t* phase of the ,C' period.

Male ontogenies.

Living male larvae can be distinguished from females in winter with considerable success. They differ in shape, having the thorax and abdomen of equal width in the central segments whereas in the female the fourth abdominal segment is broadest. In males too the head is bent under the body more, and there is a clear area in the dorsal fat-body of the fifth abdominal segment, caused by the proximity of the testis: a conspicuous trachea enters it. In females the fat-body is continuous in this region. The winter weight of male larvae varies widely: from 0.6 to 1.9 mg. but is contained well within the range of female variation, and is centrally placed. The weights after defecation show no correlation with the winter weights; they range from 4.7 to 7.7 mg. (or down to 4.0 mg. if an anomaly is included) and again are contained within the total female range although nearer the higher border in this case.

The ontogenies of 23 males can now be considered. Of these, 5 are anomalous, but the remaining 18 show daily developmental series as in Table 5. Thus the two ,C' types are equally frequent as with large queens. In spite of minor variation the ,B' period is identical with that of all queens, and the ,A' period is also comparable in duration when it is borne in mind that the male larvae are on the whole intermediate in size and development between the two queen types. The time taken to reach defecation was ten days in 1 case, eleven days in 4 cases, 12 days in 6 cases, and 15 days in one case. But the ,A' period does differ from that of the

MATURITY SERIES IN ,B' PERIOD.					FREQUENCY OF ,C' TYPE.		SUM.
					1 day.	2 days.	
1	1 1/2	2	2 1/2	3	7	6	13
1 1/2	1 1/2	2 1/2	2 1/2	3	1	»	1
1 1/2	2	2 1/2	2 1/2	3	1	1	2
1 1/2	1 1/2	2	2 1/2	3	»	2	2
					9	9	18

TABLE 5. — Males: daily developmental series in the ,B' period (types and frequencies), and the frequency of the two ,C' period types (*).

(*) Maturity indices explained in text.

queens in one respect that may be important (Table 6): change from the 0.5 to the 0.7 brain position occurs at half the rate typical of queens. There is then a quick move, and segmentation starts, so that instead of two days between the 0.8 brain and the 1 ½-segment leg there is only one day. This causes the overlap of the 0.9 brain position with the 1-segment leg. This might be due to a difference in structure between the two sexes, and little stress can be put on it at this stage; it will however be encountered again in worker ontogenies.

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			LEG AREA.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
,C' ,B'	d	d	d	4.7	6.1	7.7							18
	t-e	t-e	t-e	5.5	6.8	8.1	31	34	35	36	43	47	18
	3	3	3	4.9	6.1	7.7	20	25	30	23	36	45	18
	2 ½	2 ½	2 ½	4.2	5.3	6.8	»	»	»	»	»	»	18
	2	2	2 ½	3.6	4.5	5.9	14	16	19	17	22	28	18
	1 ½	1 ½	2	3.1	4.0	5.0	»	»	»	»	»	»	18
	1	1	1 ½	2.7	3.5	4.2	5	9	14	5	10	22	18
,A'	0.7	0.8	0.9	2.2	2.9	3.9	»	»	»	»	»	»	18
	0.6	0.7	0.9	1.7	2.3	3.6	4	5	9	3	5	12	18
	»	»	»	1.3	1.9	3.1	»	»	»	»	»	»	18
	0.5	0.6	0.7	0.9	1.5	2.6	3	4	6	2	2	6	18
	»	»	»	0.7	1.3	2.2	»	»	»	»	»	»	15
	0.4	0.5	0.5	0.6	1.1	1.9	2	3	6	2	2	4	11

TABLE 6. — Summary of the ontogenies of male larvæ: averages and range of variation (*).

(*) Units as in previous tables.

The specific growth rate of the male in the ,A' period is only slightly less than that of the large queens, but it seems to be reduced abruptly in the ,B' period. Nevertheless there is a general resemblance between the two groups as regards specific growth rate; as a result the initial difference in weight of 0.6 mg. (at brain position 0.6, queens from large larvae average 2.1 mg. and males 1.5 mg.) increases to 2.2 mg. at the 3-segment leg stage. The average weight of males after defecation is less than that of even the small queens.

Leg and wing grow at increasing rates much as in the queens and at corresponding developmental stages in the ,B' period the leg areas are similar (the high values of the maximum in the ,A' and ,B' periods is due to a single aberrant individual). However this is not the case with the wing which in males overtakes the leg earlier: at the beginning of the ,B' period instead of at the 2-segment leg stage. By the time this latter stage is reached the male wing is markedly larger than the leg. At this stage the male wing is 5 or 6 units larger than that of the queen, but this difference is reduced to 3 units by the 3-segment leg stage, and vanishes when

leg turning commences. This initial depression of wing growth in the female (relative to the male) may if the male is regarded as a conserver of primitive characters as many myrmecologists have maintained, be of some significance in the evolution of female polymorphism.

DISCUSSION

Reviews of the literature on caste determination in ants abound: notably those of LIGHT (1942, 1943), of BERNARD (1951) and of WILSON (1953). Whilst there appears to be no evidence in favour of genetic determination there is increasing evidence in favour of öogenic and trophogenic influences. GOETSCH (1939) has shown öogenic effects on worker size, but trophic and climatic factors affect the production of queens. BIER (1952) has shown a correlation between caste potentiality and egg structure in *Formica rufa* but GÖSSWALD and BIER (1953) have postulated an additional larval influence. And it is more than likely that in the end queen production will appear as the culmination of the action of a series of favourable ecological and social factors beginning with the egg as it is formed, and continuing through much of the larval stage. GREGG (1942), GOETSCH (1946, 1947, 1948), LEDOUX (1950), PEACOCK and BAXTER (1950) and SCHEIRLA and BROWN (1952) have added to the trophogenic evidence. Nevertheless it is often doubtful to what extent RICHARDS' caution (RICHARDS, 1953) has been circumvented: that there is a selective mortality under social or ecological influence, of genetically differentiated organisms. Our knowledge of social conditions in ant communities is still very slight.

Summary.

1. The caste plasticity of overwintered final instar female larvae of *Myrmica rubra* has been established.
2. A method of rearing single larvae so that series of observations on growth and development can be made on living specimens has been described.
3. The movement of the larval brain and the development of the imaginal leg buds have been used as indices of maturity. Larval weight, and the development of the wing bud and of the ovary have been used as indices of femininity.
4. The ontogenies under optimal culture conditions of queen-forming female larvae and of male larvae have been established. These will be used as standards for the comparison of worker and intercaste ontogenies.

Résumé.

1. Les larves du dernier stade de développement de *Myrmica rubra* mises en élevage après l'hiver, peuvent devenir reines ou ouvrières.

2. On signale une méthode d'élevage individuel des larves, afin de faciliter des séries d'observations sur la croissance et sur le développement.

3. Le déplacement des ganglions cérébroïdes et le développement des pattes des larves ont été employés comme indices de maturité. Le poids larvaire, le développement de l'aile et le développement de l'ovaire ont été employés comme indice de féminité.

4. On a étudié l'ontogenèse des reines et celle des mâles dans les conditions optimales d'élevage. Les résultats obtenus ont servi de bases de comparaisons pour l'étude ontogénétique des ouvrières et des intercastes.

Zusammenfassung.

1. Die Plastizität der Gesellschaftsklasse der überwinternden in der letzten Entwicklungsphase sich befindenden sternförmigen weiblichen Larven der *Myrmica rubra* ist festgestellt worden.

2. Eine Methode, einzelne Larven zu züchten, sodass eine Reihe von Beobachtungen bezüglich Wachstum und Entwicklung an lebenden Exemplaren gemacht werden kann, ist beschrieben worden.

3. Die Bewegung des Larvengehirns und die Entwicklung der imaginalen Keimscheiben der Beine sind als Nachweis der Maturität benutzt worden. Das Larvengewicht und die Entwicklung der Keimscheiben der Flügel und des Eierstockes haben zum Nachweis der Weiblichkeit gedient.

4. Die Ontogenie—beim Vorhandensein günstigster Kulturbedingungen—der die Königinnen bildenden weiblichen Larven und der männlichen Larven ist festgestellt worden. Diese wird den Maßstab für den Vergleich der Ontogenie zwischen der Arbeiter- und Zwischenklasse bilden.

RÉFÉRENCES

1951. BERNARD (F.). — Déterminisme des castes, dans *Traité de Zoologie*, **10**, 1097-1104, Masson et C^{ie}, Paris.
1952. BIER (K.). — Beziehungen zwischen Nährzellkerngrösse und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gösswald (*Verh. Zool. Ges. Freiberg*, **24**, 369-374).
1949. BRIAN (M. V.) and BRIAN (A. D.). — Observations on the taxonomy of the ants *Myrmica rubra* L. and *M. laevinodis* Nylander (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **100**, 393-409).
1950. BRIAN (M. V.). — The stable winter population structure in species of *Myrmica* (*J. Anim. Ecol.*, **19**, 119-123). — 1951. Caste determination in a Myrmicine ant (*Experientia*, **7**, 182). — 1952. Further work on caste determination in *Myrmica* (*Bull. Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux*, **1**, 17-20). — 1953. Brood rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica* (*Physiol. Zool.*, **26**, 355-366).
1891. BUGNON (E.). — Recherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis* (*Rev. Zool. Suisse*, **5**, 435-536).
1878. DEWITZ (H.). — Beitrage zur postembryonalen Gliedmassenbildung bei den Insecten (*Z. wiss. Zool.*, **30**, 78-105).

1953. EASSA (Y. E. E.). — The development of imaginal buds in the head of *Pieris brassicae* L. (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **104**, 39-50).
1923. EZHIKOV (I.). — Ueber den Charakter der Variabilität der Ameisen-Ovarien (*Revue Zool. Russe*, **3**). — 1926. Ueber den Polymorphen Veränderungen der Körpergrösse bei den Ameisen (*Ark. des Timiriazew Inst.*, Moscow). — 1929. Zur vergleichenden Ökologie der Sozialen Insekten (*Ark. des Timiriazew Inst.*, Moscow). — 1934. Individual variability and dimorphism of social insects (*Amer. Nat.*, **68**, 333-344).
1876. GANIN (M.). — Materialien zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklungsgeschichte der Insekten (Russian) (Abstract by Hoyer in *Z. wiss. Zool.*, **28**, also in *Amer. Nat.*, **11**, 423-430).
1939. GÖTSCH (W.). — Die Staaten argentinischer Blattschneider Ameisen (*Zoologica*, Stuttgart, **96**, 1-105). — 1946. Vitamin T, ein neuartiger Wirkstoff (*Österr. Zool. Zeits.*, **1**, 49-57). — 1947. Der Einfluss von Vitamin T auf Gestalt und auf Gewohnheiten von Insekten (*Österr. Zool. Zeits.*, **1**, 193-274). — 1948. Die Wirkung von Vitamin T bei Vertebraten (*Österr. Zool. Zeits.*, **1**, 533-626).
1953. GÖSSWALD (K.) and BIER (K.). — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica* (*Naturwiss.*, **40**, 38-39).
1942. GREGG (R. E.). — The origin of castes in ants with special reference to *Pheidole morrisi* Forel (*Ecology*, **23**, 295-308).
1902. JANET (C.). — Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*, Paris, Carré et Cie, 68 pages.
1898. KARAWAIEW (W.). — Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus* (Z. wiss. Zool., **64**, 385-478).
1950. LEDOUX (A.). — Recherches sur la biologie de la Fourmi fileuse (*Ecophylla longinoda* Latr.) (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **12**, 313-461).
1942. LIGHT (S. F.). — The determination of the castes of social insects (*Quart. Rev. Biol.*, **17**, 312-326, and **18**, 46-63).
1945. MEDAWAR (P. B.). — Size, shape, and age (in *Growth and Form*, Oxford Univ. Press).
1886. NASSANOW (N.). — Zur postembryonalen Entwicklung der Ameise *Lasius flavus* (Russian) (*Sitzungber. zoolog. Anth. Gesell. Freunde Naturwiss.*, **1**, 1-42).
1930. ERTTEL (E.). — Metamorphosis in the honey-bee (*J. Morph. and Physiol.*, **50**, 295-332).
1950. PEACOCK (A. D.) and BAXTER (A. T.). — Studies in Pharaon's ant *Monomorium pharaonis* L. Pt. 3, Life History (*Ent. mon. Mag.*, **86**, 171-178).
1832. RATZBURG (J. T. C.). — Ueber Entwicklung der Fusslosen Hymenopteren-Larven, mit Besonderer Rücksicht auf die Gattung *Formica* (*Nova Acta Natur. Curios.*, **15**, 145-176).
1953. RICHARDS (O. W.). — *The social insects*, Macdonald, London.
1933. SANDERSON (A. R.). — The cytology of parthenogenesis in *Tenthredinidae* (*St. Andrew's Univ. Pub.*, **33**, 321-451).
1952. SCHNEIRLA (T. C.) and BROWN (R. Z.). — Sexual broods and the production of young queens in two species of army ants (*Zoologica*, New-York, **37**, 5-32).
1922. TIEGS (O. W.). — Researches on the insect metamorphosis (*Trans. R. Soc. S. Australia*, **46**, 319-527).
1940. WESSON (L. G.). — An experimental study of caste determination in ants (*Psyche*, Cambridge Mass., **47**, 105-111).
1928. WEYER (F.). — Untersuchungen bei Hymenopterenarbeiterinnen (*Z. wiss. Zool.*, **131**, 345-501).
1910. WHEELER (W. M.). — *Ants.*, Columbia Univ. Press.
1953. WILSON (O. W.). — The origin and evolution of polymorphism in ants (*Quart. Rev. Biol.*, **28**, 136-156).
1916. ZANDER (E.). — Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene (*Z. Angew. Ent.*, **3**, 1-74).

ASPECTS SOCIAUX DES GRANDES FONCTIONS CHEZ L'ABEILLE LA THÉORIE DU SUPERORGANISME

par Rémy CHAUVIN

Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise.

On connaît la théorie du « superorganisme » (EMERSON) qui rapproche la ruche plutôt d'un organisme que d'une société au sens humain du terme. Je discuterai plus loin de l'utilité d'un tel concept. Mais il me paraît important de souligner qu'il existe chez l'Abeille un double aspect, individuel et social, de presque toutes les grandes fonctions : certaines d'entre elles ne se laissent même observer qu'à l'état social. Pour mieux mettre en lumière ces deux aspects, examinons brièvement chacune des fonctions de l'Abeille.

Respiration. — Nous ne savons rien de très particulier concernant la physiologie respiratoire de l'Abeille isolée ; beaucoup d'auteurs, d'ailleurs, ne précisent pas avec assez de soin s'ils ont travaillé avec des ouvrières isolées ou groupées. L'Abeille consomme à peu près, à 18°, 30 millimètres cubes d'oxygène par gramme et par minute, ce qui correspond à 9,09 calories par kilogramme-heure ; mais, pendant le vol, la consommation d'oxygène peut être multipliée par 48 (JONGBLÆD et WIERSMA, 1934), ou même davantage (KOSMIN et coll., 1939). Mais d'aussi importantes augmentations de consommation peuvent se rencontrer chez d'autres Insectes, comme les Lépidoptères. Signalons toutefois la très grande résistance de l'Abeille au gaz carbonique : il ne l'endort, à l'état pur, que pour quelques secondes, alors que, chez d'autres Insectes (Blattes, Grillons), l'anesthésie peut durer un quart d'heure.

Considérons maintenant l'atmosphère interne de la ruche, et tout va changer. D'après les recherches de HAZELHOFF (1953), confirmées par LE BIGOT (1953), il existe dans les ruches de véritables flaques d'air vicié contenant parfois plus de 3 p. 100 de gaz carbonique. La teneur en oxygène peut aussi s'appauvrir très fortement. Par contre, à quelques centimètres de distance, la composition de l'atmosphère peut se rapprocher beaucoup de celle de l'air extérieur ; les Abeilles ne paraissent d'ailleurs pas se soucier de ces différences. On comprend que la teneur en gaz carbonique puisse varier d'un point à un autre, étant donné que les rayons sont relativement très rapprochés, que les ouvrières les recouvrent d'un manteau très épais, s'intriquant souvent avec les ouvrières du rayon voisin ; les lacunes de ce manteau constitueraient des poches gazeuses qui ne communiqueraient les unes avec les autres qu'accidentellement. La ventilation, si bien décrite par HUBER, n'est pas un phénomène constant : elle se pro-

duit surtout le soir par temps de grande miellée. Le bruit grave qu'on entend alors correspond à un renouvellement très complet de l'air de la ruche, où les ouvrières sont orientées en files parallèles et battent l'air toutes ensemble de leurs ailes violemment agitées. Le phénomène se déclenche aussitôt après l'introduction rapide d'un litre de gaz carbonique dans la ruche ; assez paradoxalement, la ventilation intense qui s'ensuit a pour effet de ramener la teneur de l'atmosphère interne aux environs de 0,5 p. 100 de gaz carbonique, et cela en quelques minutes. On n'y retrouve plus pour quelque temps les flaques d'air vicié signalées plus haut. Au cours du lent déplacement, de la « cyclose », des ouvrières sur les rayons, il est permis de penser que de proche en proche ces flaques sont brassées et s'éliminent. La posture de ventilation ne s'observe qu'exceptionnellement chez l'Abeille isolée et à condition qu'elle n'ait point été séparée longtemps de ses congénères.

Thermogenèse.

La thermogenèse chez l'Abeille est un exemple parfait de fonction sociale *sensu stricto*. L'Abeille isolée n'a pas de régulation thermique, pas plus que les autres Insectes d'ailleurs. Mais ce qui la distingue, c'est sa mort très rapide précédée de paralysie semi-totale sous l'action du froid, dès la température de 12°. Le fait que la température du thorax, surtout chez les Bourdons, peut s'élever à 40° pendant le vol est fréquent, par ailleurs, chez les grands Sphingides, les Vanesses, les Hannetons (KROGH et ZEUTHEN).

Des expériences de PARHON, citées par tous les auteurs, ont montré que le métabolisme maximum de l'Abeille se situe à 10°. Dans la ruche, lorsque la température hivernale tomberait au-dessous de cette limite, les ouvrières s'agiteraient, augmenteraient leur métabolisme, et la température remonterait vers 20°. La courbe thermique de la ruche correspondrait ainsi à une série de lentes décroissances suivies de remontées brutales. Telle est du moins la théorie soutenue par LAMMERT dans un travail devenu introuvable, interprété par ARMBRUSTER et, depuis, cité religieusement dans tous les ouvrages de physiologie comparée, au chapitre du métabolisme. Pourtant HIMMER et bien d'autres auteurs (voir revue dans RIBBANDS, 1953) ont montré l'absence d'une relation *simple* entre la température à l'extérieur et à l'intérieur de la grappe. Le seul point vraiment indiscutable, c'est que la *régulation thermique n'apparaît que dans le groupe*. LAVIE et ROTH (1953) placent une Abeille dans un appareil à *thermopreferendum* semblable à celui de HERTER et notent (contrairement à HERAN, 1952) que le *preferendum* est très large et mal défini. Ils introduisent ensuite un nombre croissant d'Abeilles, *à la fois*, dans l'appareil, sans observer rien de bien net jusqu'à une trentaine d'individus : alors les phénomènes changent de nature. Toute trace de *preferendum* disparaît, et les Insectes se groupent en une zone quelconque. Un petit thermomètre introduit au centre du groupe montre que la même température, 33°, s'y trouve toujours réalisée, que le groupe se soit arrêté vers l'extrémité chaude ou froide

de l'appareil. Si la température extérieure est décidément trop élevée, la ventilation commence et le groupe se disloque au bout de très peu de temps.

Quant au mécanisme précis de la production de chaleur, il est encore bien mal déterminé ; il est certain que l'agitation musculaire n'y joue pas un rôle exclusif : des Abeilles endormies et placées dans un calorimètre à glace fournissent beaucoup plus de calories qu'un même poids d'Abeilles mortes à la tête écrasée. Il faut donc qu'un mécanisme chimique, sous la dépendance au moins partielle du système nerveux, entre en jeu dans la thermogenèse (LAVIE et ROTH).

Circulation.

Le sang chez l'Insecte n'a qu'un rôle respiratoire fort réduit, mais il constitue le milieu de transport de l'anabolisme et du catabolisme. Or nous retrouvons dans la ruche une véritable circulation sociale. J'ai montré déjà, avec GRASSÉ (1944), qu'une Abeille isolée meurt bien plus vite qu'une Abeille groupée. Ultérieurement (1952), je me suis aperçu qu'il était possible de prolonger la vie des Abeilles isolées en ajoutant certaines vitamines à leur nourriture ou en leur permettant des échanges nutritifs à travers une toile métallique avec leurs congénères groupés. Or, nous savons, depuis les travaux de HAYDAK, que les jeunes Abeilles contiennent beaucoup plus de vitamines que les Abeilles âgées.

Au cours du développement ovarien qui suit l'éclosion de l'adulte, le groupement est essentiel. Les ovaires des ouvrières isolées n'offrent jamais la phase de développement passager (jusqu'au dixième jour), suivie par une régression, que l'on observe dans les conditions normales. Lorsqu'elles sont groupées avec leur reine, les ovaires ne se développent pas, même si la reine est séparée du groupe par une toile métallique : les échanges de nourriture à travers la toile sont alors continuels. Il en est de même dans le cas de deux groupes, l'un sans reine, l'autre avec reine, séparés par une toile métallique : ni l'un ni l'autre ne présentent de développement ovarien (PAIN, 1953).

NIXON et RIBBANDS (1952) donnent à six Abeilles d'une ruche qui en contenait 27 500 du miel enrichi en phosphore radioactif. Deux heures plus tard, la radioactivité était décelée chez 72 p. 100 des butineuses et 19 p. 100 des Abeilles sur les rayons, et vingt-quatre heures plus tard chez 76 p. 100 des butineuses et 50 p. 100 des Abeilles plus jeunes. *L'échange de nourriture est donc très rapide et très intense et tend à égaliser chez toutes les Abeilles la quantité de sucre présente dans l'estomac à miel*; et ceci vaut pour d'autres substances (vitamines, etc.).

Excrétion. Nutrition.

La nutrition en soi n'est pas obligatoirement liée à la vie en groupe ; l'Abeille isolée peut encore butiner, d'après ROUBAUD, et même emmaga-

siner un peu de nourriture. L'excrétion n'est pas liée non plus à la vie en société ; notons toutefois le phénomène très important et très constant du *blocage absolu de l'élimination rectale* à l'intérieur de la ruche : jamais, sauf en cas de maladie grave, l'Abeille n'expulsera ses excréments à l'intérieur de la colonie, même au bout de plusieurs mois de claustration hivernale.

Je ne sais si l'on peut rattacher à une excrétion sociale le phénomène du nettoyage de la ruche, car beaucoup d'Insectes solitaires nettoient leurs terriers.

Comportement.

I. TROPISMES. — L'Abeille isolée manifeste un certain nombre de tropismes : un phototropisme positif très net et absolument tyrannique, un chimiotropisme très fort à l'égard du sucre en sirop (rien vis-à-vis du sucre sec) et surtout du miel ; un autre tropisme vis-à-vis de ses congénères.

Lorsqu'elle se trouve en groupe, son comportement devient tout autre. Le *phototropisme* ne se manifeste plus guère ; il tendrait à devenir négatif, l'essaim préférant les coins sombres. Mais on voit apparaître aussi des types de comportement collectifs entièrement nouveaux, étudiés par SENDLER et LECOMTE.

Travaux de SENDLER. — D'après cet auteur, l'essaim montre un géotropisme négatif très marqué, un thigmotactisme positif vis-à-vis des substances rugueuses, et deux chimiotropismes, l'un vis-à-vis de la cire et l'autre vers la reine. SENDLER a pu mettre en compétition ces différents tropismes : lorsque, par exemple, l'essaim se trouve accroché à la partie supérieure de la cage, la présence de deux reines prisonnières près du plancher ne le fait pas descendre : mais l'essaim émet deux prolongements vers les deux cages à reine. Le bois est préféré au verre, qui peut être choisi toutefois s'il est recouvert d'une mince couche de cire.

Travaux de LECOMTE. — Il étudie la formation de la grappe dans une grande cage, de la dimension d'une ruche. Sur le plancher sont disposées deux cagettes de toile métallique, l'une vide (témoin), l'autre pleine d'Abeilles vivantes qui jouent le rôle d'« appelants ». Au bout d'un certain temps, les Abeilles éparses dans la grande cage périphérique s'assemblent en un seul groupe qui se déplace *dans sa totalité* vers la cagette des appelants et s'y suspend ; les stimuli en jeu sont vibratoires et olfactifs. Mais le fait à noter est qu'aucune Abeille ne se dirige d'emblée vers les appelants : il faut d'abord qu'elle soit intégrée à un groupe, unité de comportement qui va réagir dans son ensemble.

On ne sait trop si les Abeilles *isolées* s'intéressent beaucoup à la reine ; un complément de recherches serait nécessaire.

II. RÉGULATIONS SOCIALES SUPÉRIEURES. — Il va sans dire que les grands phénomènes du comportement social (agressivité étudiée par LECOMTE, division du travail selon RÖSCH, LINDAUER et SAKAGAMI, ventilation, construction, etc.) n'ont de sens que dans le groupe. Notons toutefois que l'Abeille isolée peut présenter un reste d'activité de construction, réduite au malaxage éventuel d'un peu de cire.

La notion de nombre limite. — Les activités sociales n'apparaissent qu'au sein d'un groupe suffisamment nombreux. Le phénomène le plus facile à évoquer est la *division du travail* : elle peut apparaître lorsque deux Abeilles seulement sont réunies, comme l'ont signalé indépendamment l'un de l'autre MILOJEVIC et ROUBAUD. L'*agressivité* sous forme d'attaque des ouvrières étrangères n'apparaît qu'en présence d'une dizaine d'Abeilles au minimum (LECOMTE). Le *développement ovarien* chez les jeunes adultes nouvellement éclos ne s'opère convenablement que dans des groupes de vingt Abeilles au minimum (PAIN, 1953). La *thermogenèse* en exige une trentaine (LAVIE et ROTH, 1953). Les *tropismes sociaux* (attraction par des appelants en cage) s'observe seulement quand le nombre minimum de 50 Abeilles est atteint (LECOMTE, 1952). La *survie* n'est quasi normale que dans des groupes de 100 ouvrières minimum (CHAUVIN, 1952).

Enfin, la *quantité de miel récolté par individu* n'est nullement la même dans des colonies faibles ou fortes. Chez *Apis indica*, les colonies de 12 000 Abeilles n'arrivent même pas à récolter la quantité de nectar nécessaire à leur entretien ; celles de 18 000 ne donnent aucune récolte et parviennent tout juste à se nourrir. Enfin celles de 20 000 fournissent une récolte (SHARMA et SHARMA, 1950). FARRAR (1957) trouve que des colonies d'*Apis mellifica* comptant respectivement 30 000, 45 000, 60 000 Abeilles produisent par millier d'Abeilles 1,36, 1,48, 1,54 fois autant de miel qu'une colonie de 15 000 Abeilles. Lorsqu'une colonie de 30 000 Abeilles donne 50 livres de miel, une autre de 60 000 n'en donne pas 100, mais 113.

LA THÉORIE DU SUPERORGANISME. — Évidemment, beaucoup de faits évoqués ci-dessus tendent à favoriser dans une certaine mesure l'idée d'un *superorganisme*, constitué par l'ensemble des Abeilles ; cet ensemble posséderait des fonctions totalement distinctes de celles des individus. Mais, si séduisante que soit la théorie, il importe avant tout de distinguer si elle pourra nous conduire à des expériences nouvelles, en un mot si elle se révélera *utilisable*. Adoptons-la provisoirement et tentons, pour finir, de voir où elle nous mènera.

Le groupe des Abeilles serait comparable à un organisme du type Spongiaire (on sait qu'on peut passer certaines éponges au tamis, sans empêcher les cellules artificiellement isolées de reconstituer en peu de temps l'éponge telle qu'elle existait auparavant). Les gaz respiratoires y circuleraient d'une manière peu active, dans une série de poches gazeuses qui s'élimineraient progressivement ; il existerait toutefois un mécanisme de ventilation, susceptible de se mettre en marche sous l'action de facteurs mal définis, parmi lesquels l'enrichissement de l'atmosphère interne en catabolites respiratoires n'entre que pour une part. La circulation des

matériaux nutritifs serait plus active, surtout celle des vitamines et de diverses substances nécessaires au développement des gonades, par exemple. On ne peut distinguer toutefois jusqu'à présent ni centre respiratoire, ni tube digestif différencié. Les mouvements d'ensemble, du type tropisme et autres, sont très bien coordonnés. Au point de vue de la reproduction, l'organisme est hermaphrodite, mais d'un hermaphroditisme saisonnier en quelque sorte, puisqu'il n'existe pas de mâles pendant la moitié de l'année.

Passons maintenant aux hypothèses qu'une telle représentation peut inspirer.

1° Il serait intéressant d'enlever soit l'élément mâle, soit l'élément femelle, ou d'augmenter la dominance de l'un par rapport à l'autre. On sait déjà que la castration de l'élément femelle (orphelinage prolongé) amène rapidement la procréation d'une foule de mâles par les ouvrières pondeuses. Mais on sait moins que l'augmentation du nombre des reines par une technique de polygynie expérimentale que nous ne pouvons détailler ici (Kovtun et coll.) aboutit à la suppression quasi totale de la procréation des mâles).

2° La régénération ou la greffe n'ont pas été soigneusement étudiées, bien qu'elles soient couramment pratiquées toutes les deux par les apiculteurs. Ceux-ci ont remarqué depuis longtemps, lors de l'essaimage artificiel où la ruche est coupée en deux, la régénération de la colonie avec une vitesse parfois stupéfiante ; ils l'expliquent en admettant qu'il existait auparavant un blocage par manque de place. Mais la contre-expérience n'a pas été faite, qui consisterait à mesurer le développement d'une colonie logée dans une ruche dont on augmente subitement le volume de moitié sans toucher à la colonie elle-même.

3° Dans cet organisme où beaucoup de fonctions sont diffuses, il existe peut-être des « centres coordinateurs » à caractériser, par exemple le centre thermique de la grappe en hiver. Il est tout à fait frappant de constater à quel point ce dernier centre est bien localisé et ne se déplace que très faiblement au cours de l'hiver (GRZIWA, 1952). Et dans un nucléus à un seul cadre, sans couvain, j'ai constaté qu'il ne correspondait pas forcément à la présence de la reine, et pas forcément non plus au point de concentration maximum des ouvrières. N'y a-t-il point non plus un centre de la ventilation ? Et un ou plusieurs centres de la construction ? Pourquoi un cadre de cire gaufrée, introduit en plein milieu du nid à couvain, est-il construit et garni en quelques heures, alors qu'il faut parfois huit jours et plus à la périphérie du nid ?

Ce sont des expériences sur ces points et sur bien d'autres qui nous apprendront si la théorie du superorganisme est utilisable et nous fait accomplir des progrès substantiels, ou s'il ne s'agit que d'une rêverie gratuite, à rejeter par les hommes de science.

BIBLIOGRAPHIE.

1923. ARMBRUSTER (L.). — Die Warmeaushalt im Bienenolk (*Berlin, Pfennigstorff*).
1953. LE BIGOT (L.). — Les particularités de l'atmosphère interne des ruches (*L'Apiculteur*, Sect. scientif., 8 p.).
1952. CHAUVIN (R.). — Sur le déterminisme de l'effet de groupe chez les Abeilles (*Physiol. Comp. Œcol.*, 7 p.).
1952. EMERSON (A. E.). — The superorganismic aspect of society (*Coll. Internat. C. N. R. S.*, **34**, 333-353).
1937. FARRAR. — *J. Agric. Res. (in SHARMA)*.
1944. GRASSÉ (P.-P.) et CHAUVIN (R.). — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes (*Rev. Scient.*, **82**, 461-464).
1943. HAYDAK (M. H.) et VIVINO (A. E.). — Changes in vitamin content during the life of worker Honeybee (*Arch. Biochem.*, **2**, 201-207).
1952. HERAN (H.). — Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung der strahlender Wärme (*Z. Vergl. Physiol.*, **34**, 179-206).
1932. HIMMER (A.). — *Biol. Rev.*, **7**, 224-253.
1934. JONGBLOED (J.) et WIERSMA (C. A. G.). — Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens (*Z. Vergl. Physiol.*, **21**, 519-533).
1932. KOSMIN (W. P.) et coll. — Zur Kenntnis der Gaswechsel und der Energieverbrauch in Beziehung der Aktivität (*Ibid.*, **17**, 408-422).
1949. KOVTUN (F. N.). — *Pschelovodstvo*, 29-30, **9** (en russe).
1941. KROGH (A.) et ZEUTHEN (E.). — *J. exp. Biol.*, **18**, 1-10.
1953. LAVIE (P.) et ROTH (M.). — Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les Abeilles (*Physiol. Comp. Œcol.*, **111**, 57-62).
1950. LECOMTE (J.). — Sur le déterminisme de la formation de la grappe chez les Abeilles (*Z. Vergl. Physiol.*, **32**, 499-506). — 1951. Recherche sur le comportement agressif des ouvrières d'Abeille (*Behaviour*, **IV**, 60-66).
1952. LINDAUER (M.). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. Vergl. Physiol.*, **34**, 299-345).
1939. MILOJEVIC (B. D.). — Ein neue Auffassung vom Gesellschaftleben der Honigbiene (*Schweiz. Bienenz.*, 689-695).
1952. NIXON (H. L.) et RIBBANDS (C. R.). — Food transmission in the honeybee community (*Proc. Roy. Soc., B*, **140**, 43-50).
1954. PAIN (J.). — La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*). Critique des travaux de MÜSSBICHLER (*Insectes sociaux*, **1**, 1, 59-70).
1909. PARHON (M.). — *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **9**, 1-58.
1953. RIBBANDS (C. R.), *The behaviour and social life of honeybees*, London, 352 p.
1925. ROSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. Vergl. Physiol.*, 567-631) — 1930. *Ibid.*, 1-71.
1952. ROUBAUD (E.). — La désocialisation chez l'Abeille domestique (*Coll. Intern. C. N. R. S.*, **XXXIV**, 293-297).
1953. SAKAGAMI (S. T.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat in einem Zwergvolk der Honigbiene (*Jap. Journ. Zool.*, **11**, 117-85).
1940. SENDLER (O.). — Vorgänge aus der Bienenleben vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie (*Z. wiss. Zool.*, **153**, 39-82).
1950. SHARMA (P. L.) et SHARMA (A. C.). — Influence of number in a colony on the honey gathering capacity of bees (*Indian Bee Journ.*, **XII**, 106-107).

FUTTERSIFTSEKRETION UND INSTINKTVERFASSUNG BEI DER HONIGBIENE

G. GÖTZE,

Institut f. Bienenkunde der Universität, Bonn.

Wenn ein Bienenvolk seine Königin plötzlich verliert oder experimentell entweilt wird, gerät es bekanntlich in einen sichtbaren Erregungszustand, der jedem Imker als „Weiselunruhe“ bekannt ist. Das damit verbundene regellose Auseinanderlaufen und Hervorbringen von sog. Heultönen dauert solange, bis die Königin wiedergefunden ist. Gelingt das nicht, so erfolgt die sog. *Nachschaffung* von mehr oder weniger zahlreichen Weiselzellen, d. h. junge Arbeiterinnenmaden werden von Bienen des Ammendienstes in königliche Pflege genommen und ergeben dann in einer für die echte Schwarmzelle entsprechenden Zeit wohlausgebildete Nachschaffungsköniginnen.

Der ganze *Nachschaffungsakt* bietet instinktbiologisch noch mancherlei Probleme. Seine Analyse vermag m. E. einen wichtigen Beitrag zu liefern zur Frage der „sozialen“ Instinkte. Er wird ja niemals von einem Einzeltier sondern von einer Tiergruppe angeführt, ähnlich wie das bei allen Akten des flächenhaften Wabenbaues auch der Fall ist.

Der historische Verlauf des Nachschaffungsaktes kann in folgende Teilakte aufgelöst werden, die nach Eintritt der Weiselunruhe sich in nachstehender Reihe abspielen:

a. Sistieren jeglicher Bautätigkeit und Lähmung der Sammeltätigkeit. Anfänglich noch beobachtbare Werbetänze werden in lange Suchläufe umgewandelt.

b. Arbeiterinnenzellen mit jüngsten Madenstadien (nicht mit Eiern) werden ausgeweitet und mit angenähert vertikaler Zellachsenführung ausgezogen, also wie echte Weiselzellen umgestaltet und über den Zellverband der Arbeiterinnenzellen herausgehoben.

c. An diesen Zellen werden die Futterakte mit Erguss des Pharynxdrüsensekrets auf den Zellboden sehr stark vermehrt, nach einer ungefähren Zählung auf mehr als das Hundertfache der benachbarten Arbeiterinnenzellen.

d. Fortführung normaler Pflege der errichteten Weiselzellen wie im zum Schwärmen schreitenden Volk.

Der gesamte Aktverlauf lässt sich in verschiedener Weise quantitativ studieren.

1. kann man versuchen, den Vorgang am gleichen Volk mehrmals

nacheinander auszulösen. Dabei ist festzustellen, dass die Wiederholung praktisch überhaupt nicht erschöpft werden kann. Allerdings ist das Ergebnis wiederholter Nachschaffung ein sehr verschiedenes je nach dem physiologischen Bedingungen. (Ernährung, Wärme, Alter der Ammen.) Die instinktiven Verhaltenweisen bleiben aber unverändert erhalten, solange noch eine *hinreichende Anzahl von Sozialpartnern* vorhanden ist. Wo die untere Grenze liegt, wissen wir nicht genau,

2. kann man bei jeder Eintwieselung die Intensität des Nachschaffungstriebes (NSJ) an der Zahl der erzeugten Weiselzellen feststellen. Es ist auch möglich die Menge des in 12 Stunden nach Beginn der Nachschaffung in den Zellen deponierten Sekrets zu wiegen.

In Versuchen dieses Sommers (1953) haben wir nun bei solchen Zählungen die interessante Feststellung machen können, dass die Nachschaffungsintensität (NSJ) bei verschiedenen Völkern sehr verschieden hoch liegen kann und zeitlich sehr stark abweichende Optima haben kann. Beim gleichen Volk muss aber eine vorangegangene Nachschaffung keineswegs die folgende schwächen sondern diese kann sogar gesteigert sein.

Methodisch verfahren wir nach dem sog. *Anbrüteverfahren*. Aus den Versuchsvölkern wurden 5-Waben-Ableger ohne Brut und Königin in einen Spezialkasten gebildet. Das Wesentliche daran ist der Deckel, welcher 4 cm über den Wabenschenkeln angebracht ist und über die ganze Fläche gleichmässig verteilt, 50 Bohrungen hat. An passenden Holzstopfen können in dieselben 1-tägige Arbeiterinnenmaden eingeführt werden. Wir bringen die Maden ohne Futter in vereinzelter Drohnzellen unter, die mit vertikaler Achse an die Stopfen angewachst sind. (Solche Drohnzellen werden erfahrungsgemäss von den Bienen genau so gut angenommen als natürliche Weiselnapfe.) Stets wurde darauf geachtet, dass die 5 Waben möglichst gleichmässig mit Bienen besetzt waren.

Spätestens 24 Stunden nach Beginn des Anbrütens brachten wir den ganzen Ableger in den Honigraum des betreffenden Volkes zurück. Dabei werden dann die Zellen in sog. Zuchtrahmen befestigt. Sie werden von den Bienen mehr oder weniger vollständig weitergepflegt, trotzdem die alte Königin im Brutraum (getrennt vom Honigraum durch ein Absperrgitter) belassen wurde. In keinem Falle erfolgte bei dieser Versuchsanordnung ein Schwarm, der ja sonst beim Vorhandensein gedeckelter Weiselzellen stets erfolgt. Das einliegende Absperrgitter verhindert also das Eintreten des Schwarmaktes vollkommen. Offenbar muss zu dessen Eintritt die Königin persönlich mit einer Schwarmzelle in Berührung kommen.

Es war zunächst sehr schwer, eine klare Deutung zu gewinnen, warum einzelne Völker eine hohe andere eine niedere NSJ zeigten. Studierten wir genauer die Volksgeschichten, wie sie in unserem Zuchtbetrieb regelmässig geführt werden, so ergab sich kein *Zusammenhang mit der Volksstärke*. Was die praktischen Züchter als „Zuchtstimmung“ eines Volkes bezeichnen, kontrollieren sie am spontanen Auftreten leerer Weiselnapfe. Aber allein dieses Merkmal erwies sich auch *nicht* als ein bündiger Gradmesser für die tatsächliche Höhe der NSJ.

Aus der Zusammenstellung von 11 Versuchsserien ergab sich aber, dass die Zahl der je Nachschaffung angenommenen Zellen steigt mit der Abnahme der in einer Leerwabe (Baurähmchen) errichteten Wabenfläche mit Drohenenzellen. Drohenzellenerzeugung und NSJ sind also offenbar gegenläufige Akte. Oder besser gesagt: *Drohenbautätigkeit hemmt NSJ*. Diese Erkenntnis ist an sich nicht neu. Erfahrene Königinnenzüchter haben schon immer den Standpunkt vertreten: Zuchtvölker sind erst zuchtreif, wenn sie ihren Drohenbautrieb „ausgelebt“ haben.

Die Darstellung (Abb. 1) der bis zum Versuchstag vorgeleisteten Bautätigkeit im Vergleich zur NSJ von 4 Völkern, die alle zum Zeitpunkt des Versuchs etwa gleichstark waren, bestätigt diesen Zusammenhang. Alle waren zunächst recht gute Bauer und wurden ursprünglich gerade *deshalb*

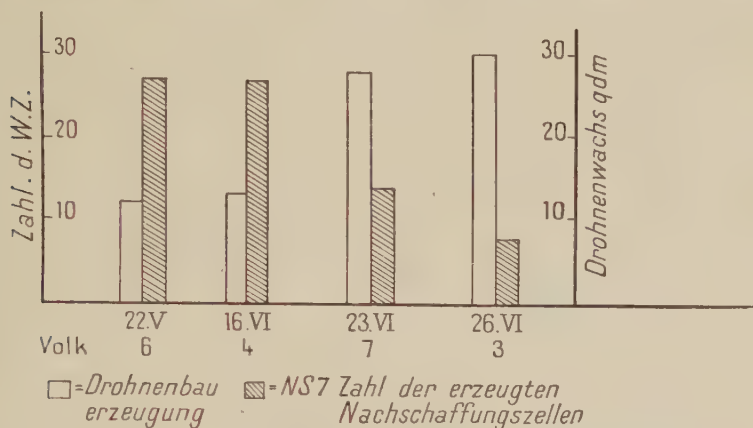


Abb. 1. — Nachschaffung von 4 Pflegevölkern im Vergleich.
Zur Vorgeleisteten Bautätigkeit an 33. Wachs.

als Pflegevölker ausgewählt. Besonders Volk 3 war sehr stark und hatte bis zum 26.6. den Baurahmen fast 7 mal ausgebaut. Trotzdem versagte es hinsichtlich der NSJ auffallend. Hingegen haben die fast nicht mehr bauenden Völker 6 u. 4. 10 Tage nach der 1. Nachschaffung (1.6. u. 27.6.) mit 22 bzw. 32 Zellen abermals sehr gut nachgeschaffen. Das Optimum der NSJ liegt jahreszeitlich bei verschiedenen Völkern sehr verschieden. Da die Entwicklung eines nichtgeschwärmten Bienenvolkes nach Johanni (24. VI.) rückläufig wird, ist allerdings nach diesem Termin nur noch ein mässiger Erfolg zu erzielen. Dass die NSJ bis dahin ständig zunehmen kann, zeigt aber die Kurve eines Pflegevolkes (Abb. 2), das sich ganz besonders bewährte. Sein Bautrieb war von Anfang an trotz guter Volksstärkenurmässig. Seine NSJ stieg bis nach dem 20. 6. nach an. Die gesamte Weiselerzeugung dieses Volkes im Laufe des Sommers übersteigt 200.

Die *Grössenbeurteilung* der geschlüpften Königinnen aus den einzelnen Versuchsserien ergibt keineswegs die heute so oft behauptete bessere Ausbildung in zahlenarmen Serien. Pflegevolk 7 (Abb. 1) erzeugte z. B.

ausgesprochen schlechte Tiere. Pflégvolk 5 hingegen besonders in der Serie vom 19.6. die bei weitem kräftigsten Königinnen des ganzen Sommers. Ob sie noch besser ausgefallen wären, wenn man die Zahl beschränkt hätte, mag dahin gestellt bleiben. Letztthin gilt aber die Regel, dass Zahl und kräftige Ausbildung der im Nachschaffungsakt freiwillig erzeugten Königinnen *gemeinsam* zunimmt entsprechend der vorhandenen NSJ.

Zur weiteren Analyse der sozialen Fütterungsinstitute stellten wir in kleinen Versuchskäfigen Zwergvölkchen zusammen. Unter welchen Bedingungen ist eine synthetisch aufgebaute Bienengesellschaft überhaupt

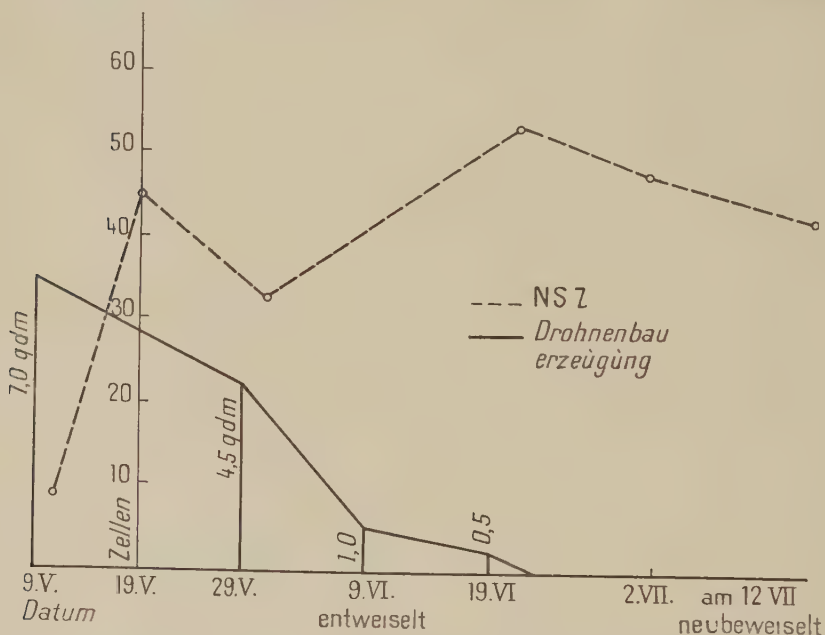


Abb. 2. — Zucht- und Bauleistung von Pflégvolk 5/1953.

befähigt Futtersaft zu erzeugen und Ammendienst auszuführen? Eine Gesellschaft aus 100 im Thermo geschlüpften Jungbienen, die die richtige Ernährung erhielt, d. h. Zucker, Wasser u. Pollen (oder Futtersaft), fütterte zunächst keine beigegebenen Arbeiterinnenmaden sondern verzehrte sie einfach. Hingegen taten es 100 aus einem zuchtreifen Volk entnommene Bienen sofort willig, wenn auch die Pflege nicht erfolgreich zu Ende geführt wurde. Den Jungbienen künstlicher Erbrütung muss also trotz bester Fütterung irgendein Mangel anhaften. Es liegt nahe, anzunehmen, dass die Ammentätigkeit überhaupt keine Ausserung ist, die rein ernährungsphysiologisch als „Futtersaftdruck“ zu verstehen ist, sondern ganz bestimmte sozialpsychologische Voraussetzungen hat, die wohl in der ganz bestimmten *Vorgeschichte* des Volkes begründet sind. Das soziale Gefüge bildet ja eine eigene Situation, die sich im Laufe des Jahres entwickelt. Wie wir die zur Madenpflege notwendigen Instinktäußerungen

in einem synthetischen Völkchen künstlich hervorrufen können, soll die Aufgabe späterer Versuche sein.

Ich möchte zum Schluss noch kurz eingehen auf den Begriff der tierischen besonders der sozialen *Triebe*. Von verschiedener Seite wird ja heute dieser Begriff abgelehnt. Ich glaube jedoch, dass wir ihn in der Sozialpsychologie der Biene nicht gut entbehren können. (Siehe auch G. GÖTZE: *Das Bienenvolk als psycho-physische Einheit* 1943. Antrittsvorl. d. Rhein. Friedr. Wilhelms Universität, Heft 20.) Die Wachsverarbeitung des Bienenvolkes mag hierzu als Beispiel dienen. In unsren synthetischen Völkchen stellte sich immerwieder eine mehr oder weniger beständige *Wachssekretion* ein. Aber die ausgeschiedenen Schüppchen werden sehr verschieden verwendet. Notfalls werden sie einfach fallen gelassen. In den Vollvölkern geschieht dies bekanntlich regelmässig im Winter. Hingegen sind die Voraussetzungen zur Erzielung eines der geometrischen Wachsbaumuster ausserordentlich komplex und empfindlich. Dabei ist eine genügende Zahl von Sozialpartnern wohl eine Grundvoraussetzung, die aber allein keineswegs genügt. Physiologischer Reifezustand und psychologischer Aktivvollzug bedingen sich zwar, sind aber *nicht ohne weiteres identisch*. Es muss also vom rein physiologischen Vermögen der Wachsabsonderung der Trieb unterschieden werden, das Produkt zu verwenden. Dies geschieht im Käfig zunächst nur durch regelloses Festkleben an glatten Flächen Gelegentlich wurden auch die Maschen einer Draftgitters zugebaut, im geordneten sozialen Verband jedoch nach jenen bewunderungswürdigen Bauregeln. Diese nur können als echte angeborene Instinktverhalten im Sinne von LORENZ und TINBERGEN aufgefasst werden. Erst ihre Erschöpfung oder Unterbrechung ermöglicht den Eintritt der Zuchtstimmung. *Ein Bienenvolk das in Fortpflanzungsstimmung geraten ist, kann, wie jeder Praktiker weiss, so gut wie überhaupt nicht mehr bauen.*

Diese Tatsachen sind verwunderlich, insofern ja RÖSCH feststellte, dass in der „normalen“ Arbeitsteilung nach dem Alter zuerst Ammendienste verrichtet werden und dann erst die Wachsarbeiten erfolgen. Das entspricht jedoch nicht der Primitiventwicklung, wie sie vom Bau errichtenden Volk differenzierter Altersgruppierung oder auch vom baulosen Zwergschwarm künstlicher Synthese mit Bienen einheitlichen Alters geleistet wird. *Hier geht stets Wachserzeugung und Bautätigkeit voraus und dann erst folgt Futtersaftbildung und Ammendienst.*

Nach diesen Beobachtungen komme ich zu der Auffassung, dass der grundlegende und primitivste Trieb, der zugleich auch die Sozialität schafft, der Bautrieb ist. Wird er im Wachsneft voll realisiert, so erschöpft er sich zwar nicht physisch, denn auch dann noch erfolgt Wachssekretion, wohl aber triebmässig. Es ist keine mit dem Baumuster zusammenhängende Instinkthandlung mehr möglich. Lediglich das Aufbauen von Weiselnapfen bleibt erhalten.

Was aber jetzt einschnappt, sind die Zuchttriebe, die nun die Betätigung der Instinkte zur Weiselaufzucht einschliesslich der Nachschaffung ermöglichen. Die Futtersaftversorgung der Arbeiterinnen ist gewisser-

massen eine Ersatzhandlung für mangelnde Baumöglichkeit, erschöpft aber sonderbarer Weise die Instinkte zur Bautätigkeit nicht. Es kann immer noch Drohnennmuster gebaut werden. Der Zuchttrieb (Weiseltrieb) bewirkt hingegen ein völliges Sistieren jedes Musterbauens. Es scheint also, dass eine Ammentätigkeit das Regulativ für das Baumuster darstellt. *Stark pflegebeanspruchte Völker können nur Drohnennmuster errichten.* So gelange ich also zu der Vorstellung sich *gegenseitig ordnender hemmender oder fördernder Triebfolgen*. Sie treten besonders klar bei der Entwicklung des Vorschwarms zum Volk in Erscheinung. Die Errichtung von *Arbeiterinnenbau* (I), ist eine echte Instinkthandlung sozialer Gruppen zur Nestgründung. Die Entstehung von Brut löst die *Futterakte an Maden* (II) aus. Auf dieser Stufe wird I gehemmt bzw. modifiziert. In Leerräumen entsteht jetzt nur noch *Drohnennmuster* (III). Diese Instinkthandlung scheint sich jedoch in sich selbst zu erschöpfen und wird dann von den *Zuchtinstinkten* (IV) abgelöst. Bei künstlicher Entweiselung kann IV einschnappen wobei III, wie überhaupt jede Baufähigkeit erlischt. Auch dann können, wie wir mehrfach beobachteten, noch Wachsschüppchen erzeugt werden. Fegt man ein Volk der Entwicklungsstufe III mit Königin plötzlich ab, so wird zunächst noch ein zögernder Bauanfang im *Drohnennmuster* gemacht. Erst nach einer mehr oder weniger langen Frist — in einem Versuch nach 48 Stunden — geht der Fegling zur zügigen Errichtung von Arbeiterinnenbau über. Est ist also die primitive Triebstufe der Nestgründung sozusagen als Regenerationsimpuls aus der Not neu entstanden.

Bekanntlich hat TINBERGEN den Standpunkt eingenommen, dass Sozialverhalten keine Instinktverhalten sind, da man ihnen keine zentralnervösen, auslösenden Mechanismen zuordnen könne. Er sagt (Instinktlehre S. 105): „Sozial heisst eine Art, wenn die Angehörigen den *Trieb* haben, einige oder alle Instinkthandlungen der Art in nahem Beisammensein zu vollziehen. Mit anderen Worten, wenn diese Instinkte aktiv sind, dann sind Artgenossen Teile der Reizsituation, die das Tier im Appetenzverhalten sucht.“ Aber: „Wir wissen nichts von einem Sozialzentrum.“ (Ebenda vorher.) Die sozialen Instinkte sind aber doch wohl in sofern ein Sonderfall als auch die Sozialbeziehungen Artmerkmale sind, die zweifellos ihre neurologischen, ernährungsphysiologischen und verhaltensdynamischen Korrelate haben.

Letztthin ist es aber eine Frage der Zweckmässigkeit, ob ich zum Instinkt auch sein „Aufkommen“ aus der Triebhaftigkeit über alle Zwischenstufen bis zur angeborenen *Endhandlung* hinzu rechne oder nur diese letztere darunter verstehen will, wie LORENZ vorgeschlagen hat. Bei der Biene können sich alle möglichen „Endhandlungen“ sehr rasch „nach Bedarf“ folgen (LINDAUER, 1952). Mitunter können aber gewisse Endhandlungen einfach nicht stattfinden, weil das Gesamtgefüge nicht die als Voraussetzung erforderliche Triebstufe der Jahresentwicklung erreicht hat. Die Analyse der Sozialverhalten der Insekten muss sich m. E. so gut auf das physiologische, kausale Verständnis der Endhandlung wie auch auf die

richtige Deutung der rhythmisch — dynamischen Folge der Triebstufen u. „Stimmungen“ im Laufe der Jahres u. Individualentwicklung beziehen. Wir haben in dieser Beziehung noch eine grosse Arbeit zu leisten.

Zusammenfassung.

Die Erzeugung von *Nachschaffungszellen* in einem speziellen Verfahren („Anbrüten“) wird geschildert. Die Anzahl der erzielten Weiselzellen dient als Mass für die *Nachschaffungs-Intensität* (NSJ). Sie hängt ab von der Jahreszeit und dem Triebzustand der Völker.

Die Analyse ergibt, dass die optimale NSJ erst erreicht wird, wenn das Bauen von Drohnenzellen aufgehört hat.

Die Frage der *sozialen Instinkte* wird diskutiert. Verfasser gelangt zu der Auffassung, dass der wissenschaftliche *Trieb-Begriff* in der Bienen-Biologie nicht entbehrt werden kann. Ob man diesen Begriff vom Begriff des Instinkts trennt, ist eine Frage der Uebereinkunft. Im normalen Bienenleben kann die folgende stufenweise Entwicklung der Triebe (Instinkte) angenommen werden:

1. Bauen von Arbeiterinnen-Zellen;
2. Füttern der Brut;
3. Bauen von Drohnenzellen;
4. Aufzucht von Königinnen;

Die verschiedenen *Bauverhalten*, welche dabei auftreten, sind nicht rein physiologisch erklärbar. Sie sind auch psychologisch (triebhaft) bedingt. *Wachsausscheidung* findet statt auch ohne dass Wachs verbaut wird, z. B. in Zwergvölkchen künstlicher Synthese und in der Winterruhe.

Summary.

A special procedure for the *production of requeening-cells* („Anbrüten“) is described in this paper.

The number of requeening-cells obtained serves as a measure for the *requeening intensity* (NSI). This depends on the season and on the state of drives of the colonies.

As proven by analysis, the optimal requeening intensity is only attained after the production of drone-cells has ceased.

The problem of *social instincts* is being discussed. The author concludes that *drive* as a scientific notion cannot be omitted from bee-biology. Whether this notion may be separated from the notion „instinct“ is a question of agreement.

In the life of bees the following gradual development of drives may be indicated:

1. Construction of worker cells;
2. Feeding of brood;
3. Construction of drone cells;
4. Breeding of queens.

The varying behaviour in working up wax is not simply to be explained physiologically but is also determined psychologically. *Excretion of wax* takes place even when no special behaviour of building up combs is shown e. g. in small synthetic colonies and during hibernation.

Résumé.

L'auteur décrit un mode spécial de production de cellules de sauveté (« Anbrüten »). Le nombre des cellules royales qui ont été produites par les Abeilles peut servir à mesurer l'intensité de l'activité de remplacement (NSI). Elle dépend de la saison et de l'état d'impulsion des colonies. Comme l'analyse le démontre, l'intensité optimale de l'activité de remplacement est atteinte dès que la production des cellules de bourdons s'arrête.

Le problème des « instincts sociaux » est discuté. L'auteur pense que, dans la biologie des Abeilles, on ne peut pas se passer de la notion scientifique d'impulsion (« Triebbegriff »). Seule une question de convention permet de séparer cette notion de la notion d'instinct. Dans la vie normale des Abeilles, on peut constater les phases suivantes de développement des impulsions :

1. Production des cellules d'ouvrières ;
2. Alimentation du couvain ;
3. Construction des cellules de bourdons ;
4. Élevage des reines.

Les différents comportements d'utilisation de la cire ne sont pas seulement déterminés par des modifications physiologiques, mais aussi par des modifications psychologiques. La sécrétion de la cire peut d'ailleurs s'observer sans qu'elle déclenche de comportement spécial, par exemple dans des colonies artificielles naines et pendant l'hivernage.

UEBER DIE EINWIRKUNG VON BEGIFTUNGEN MIT NEUZEITLICHEN INSEKTIZIDEN AUF SOZIALE VERHALTENSWEISEN VON AMEISEN

von Werner KLOFT

(Institut f. Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.
Vorstand: Prof. Dr. K. Gösswald)

INHALTSUEBERSICHT

- A.—1. Einleitung.
- 2. Methode.
- B.—Soziale Verhaltensweisen begifteter Ameisen.
 - 1. Die Puppensammelreaktion.
 - a. Das Puppensammeln begifteter Arbeiterinnen.
 - b. Das Sammeln begifteter Puppen durch normale Arbeiterinnen.
 - 2. Die gegenseitige Fütterung begifteter Tiere.
 - a. Das Verhalten vergifteter Futterholerinnen.
 - b. Das Verhalten gesunder Futterholer bei Vergiftung der Futterabnehmer.
 - 3. Abwehrverhalten begifteter Tiere.
 - 4. Giftübertragung durch Kontakt zwischen begifteten und unbegifteten Ameisen.
- C.—1. Zusammenfassung der Ergebnisse.
- 2. Literaturverzeichnis.

A.—I. EINLEITUNG

Die Staatenbildung ist als höchste Stufe der Vergesellschaftung bei den Insekten nur möglich durch eine Reihe sozialer Verhaltensweisen, deren wichtigste Träger die Arbeitstiere sind. Bei den Ameisen wird jede Störung eines Nestes, also auch eine Nestbegiftung, durch typische Reaktionen der ♀♀, wie Abwehrverhalten und Verschleppen der Brut in gesicherte Nestbezirke, beantwortet. Seit der Entwicklung der modernen Kontaktinsektizide wird die Bekämpfung schädlicher oder lästiger Ameisen durch direkte Nestbegiftung bevorzugt. Sowohl bei solchen Gesamtbegiftungen als auch bei Teilmassnahmen ist es von grösster Wichtigkeit zu wissen, wie weit die ♀♀ noch dazu in der Lage sind, einen Teil der Nestbevölkerung, insbesondere der Brut, vor der Vernichtung zu bewahren. Es erwies sich daher als notwendig, im Laboratorium exakt zu untersuchen, ob und in welchem Maße gewisse soziale Handlungen von Ameisen, die mit verschiedenen modernen Kontaktinsektiziden begiftet sind, noch ausgeführt werden können.

2.—METHODE

Als Standardversuchsweise für toxikologische Untersuchungen eignet sich, wie GÖSSWALD schon 1937 betonte, besonders gut die sehr verbreitete Schwarzgraue Wegameise *Lasius niger* L. Für die Untersuchungen wurden frisch eingefangene Tiere, die immer dem gleichen Biotop entstammten, verwendet. Die Versuche wurden jeweils im Filtrierpapierformicarium nach GÖSSWALD (1937) durchgeführt. Die Tiere sind dabei in offene Glasringe von 8 cm \varnothing und 4 cm Höhe eingezwängt, die innen mit einem Film von Paraffinöl versehen sind, um das Hochlaufen und Entweichen von Ameisen zu verhindern. Die Rundfilter (Schleicher-Schüll Nr. 595) von 9 cm \varnothing wurden jeweils mit 0,6 cm³ insektizider Flüssigkeit mit der Pipette begiftet und zur Feuchthaltung mit einem in eine Wasserschale eingetauchten Filterpapierstreifen unterlegt. Für die Protokollierung der Versuche ist es vorteilhaft, die Vergiftungsstufe der Tiere durch eine „insektizide Wertzahl“ auszudrücken, deren Charakterisierung für Ameisen nachfolgend angegeben wird:

- 0 = normal, ungeschädigt;
- 1 = leichte Schädigung: nicht mehr völlig koordiniertes Laufen, ruckartige Bewegungen;
- 3 = schwere Schädigung: nur noch unkoordiniertes, meist sehr langsames Laufen, vorübergehend Seitenlage;
- 5 = schwerste Schädigung bis Tod: k. o.—Stadium, meist Seiten- oder Rückenlage, keine Ortsbewegung mehr möglich.

B.—SOCIALE VERHALTENSWEISEN BEGIFTETER TIERE

Bei den mit verschiedenen Kontaktinsektiziden vergleichend durchgeführten Untersuchungen war es erforderlich, für die einzelnen sozialen Verhaltensweisen reproduzierbare Tests zu finden. Dadurch wurde zugleich ein Beitrag zur experimentellen Verhaltensforschung geleistet, mit deren Methoden bisher erst sehr wenig an einheimischen Ameisen gearbeitet wurde.

1.—DIE PUPPENSAMMELREAKTION

Für den Fortbestand eines begifteten Ameisenvolkes ist es von grösster Bedeutung, inwieweit noch Brut, insbesondere im Puppenstadium, in Sicherheit gebracht werden kann. Es wurde daher einerseits die Frage geprüft, ob vergiftete Arbeiterinnen noch dazu in der Lage sind, Brut zu verschleppen, zum anderen, ob normale Tiere vergiftete Brut noch pflegen. Der Test wurde wie folgt ausgeführt: 30 Arbeiterinnenpuppen wurden auf unbegiftetem nassem Filterpapier innerhalb eines Glasringes möglichst

regelmässig über die Fläche verteilt. 50 ♀♀ wurden sodann auf einmal dazugeschüttet. Zerstreut liegende Ameisenpuppen sind nach meinen Beobachtungen das Auslöseschema für ein echtes Instinktverhalten, das ich hier als Puppensammelreaktion bezeichnet habe. Die Tiere fangen nämlich sofort an, die Puppen mit ihren Mandibeln zu ergreifen und auf Häufchen zusammenzutragen, ganz gleich, ob es eigene oder fremde Puppen sind. Wir sind im Augenblick noch dabei, zu untersuchen, auf welche einfachsten Grundelemente der Puppenform sich der Auslöser zurückführen lässt. Das Puppensammeln ist nicht von optischen Signalreizen abhängig, wie bei völliger Dunkelheit angestellte Versuche zeigten. Die Reaktion verläuft sogar bei Dunkelheit am raschesten und vollständigsten, indem bereits nach 30 Minuten *alle* 30 vorher auf eine Fläche von rund 50 cm² verteilten Puppen auf ein einziges Häufchen von etwa 2 cm² Fläche zusammengetragen werden, wo sie auch verbleiben. Dies steht damit in Uebereinstimmung, dass die normale Brutpflegetätigkeit in der Tiefe des Nestes im Dunkel durchgeführt wird. Licht wirkt störend, denn bei Helligkeit werden die Puppen niemals in solcher Vollständigkeit zusammengetragen, sondern immer mehrere kleinere Puppenlager gebildet, die ständig wieder verlagert werden. Das Licht scheint als ständige Gefahr für die Brut empfunden zu werden, wodurch das Puppenverschleppen stets von neuem einsetzt. Jedoch ist hierbei das Licht kein Auslösereiz, sondern der Puppensammelreaktion ist das Bestreben überlagert, die Puppen ins Dunkle zu schaffen. Die Tests wurden trotzdem zur technischen Vereinfachung und zur Ermöglichung laufender Beobachtung bei diffusum Licht ausgeführt. Die Versuchszeit wurde gegenüber Dunkeltests auf 60 Minuten verdoppelt, das Endbild wurde zeichnerisch bzw. photographisch registriert.

INSEKTIZID.	PUPPENSAMMELN BEI VERGIFTUNGSGRAD.	
	„1“	„3“
DDT	—	—
HCH	—	—
E 605	++	(+)
Chlordan	++	(+)

Tab. 1.—Puppensammeln von *Lasius niger*—Arbeiterinnen nach Begiftung mit Kontaktinsektiziden.

++ = sehr intensives Puppensammeln.

(+) = nur noch geringfügiges Puppensammeln.

a. *Das Puppensammeln begifteter Arbeiterinnen.*—Die Puppen wurden jeweils in der beschriebenen Weise in Ringschalen auf unbegiftetem Filtrierpapier ausgelegt. Die Ameisen wurden in anderen Schalen begiftet und bei Eintritt des entsprechenden Schädigungsgrades (hier ausgedrückt durch die insektizide Wertzahl) mit einem elektrisch betriebenen Saugrohr aufgenommen und zu den Puppen geschüttet.

Nach kurzer Behandlung der Tiere war bei allen verwendeten Kontaktgiften der Verlauf der Puppensammelreaktion anfänglich positiv; sie war lediglich dadurch verlangsamt, dass die Tiere sich immer wieder putzten. Putzhandlungen werden bei Insekten durch die verschiedensten physikalischen und chemischen Reize ausgelöst (vgl. HEINZ, 1947) und scheinen bei entsprechender Stärke der Reize über andere Verhaltensweisen zu dominieren. Wurden die Tiere jedoch erst dann in den Versuchsring eingeschüttet, wenn die Vergiftung bereits das typische Stadium „1“ erreicht hatte, so verlief die Reaktion nach DDT—und Hexachloreycyclohexan-Behandlung negativ, bei E 605 f und Chlordan dagegen stark positiv. Bei den letztgenannten beiden Giften wurden in geringem Masse auch noch im Stadium „3“ Puppen gesammelt (Tab. 1). Eine genaue Analyse der Vergiftungserscheinungen ergab, dass dieses unterschiedliche Bild durch die verschiedenartige Beeinträchtigung der Funktionsfähigkeit der Mandibeln erklärbar ist (Tab. 2). Aus der Tatsache, dass bei HCH Daueröffnung, bei DDT, E 605 f und Chlordan dagegen krampfartiger Dauerschluss der

INSEKTIZID.	MANDIBELFUNKTION BEI VERGIFTUNGSGRAD.		
	„1“	„3“	„5“
DDT	Öffnen nur noch unvollständig möglich.	Öffnen sehr erschwert, meist fest geschlossen.	Öffnen nicht mehr möglich, fest geschlossen.
HCH	Meist geöffnet, jeweils nur kurz geschlossen.	Weit geöffnet, Schliessen sehr erschwert.	Ständig weit geöffnet, Schliessen nicht mehr möglich.
E 605	Normal.	Öffnen erschwert, meist geschlossen.	Öffnen nicht mehr möglich, fest geschlossen.
Chlordan.	Normal.	Öffnen erschwert, meist geschlossen.	Öffnen nicht möglich, fest geschlossen.

Tab. 2.—Funktionsfähigkeit der Mandibeln bei verschiedenen Vergiftungsgraden.

Bei Heranziehung weiterer Vergiftungsreaktionen anderer Körperabschnitte liesse sich in ähnlicher Weise ein biologischer Test zur Unterscheidung der synthetischen Insektizide schaffen, wie ihn WIESMANN (1950) an *Musca domestica* ausgearbeitet hat.

Mandibeln resultiert, könnte ev. auf Schädigung der entsprechenden motorischen Nerven geschlossen werden. Die Tiere versuchten z. T. auch dann noch Puppen zu verschleppen, wenn sie mit ihren Mandibeln überhaupt nicht mehr zupacken konnten und somit ihre Bemühungen erfolglos bleiben mussten. Nachdem also die verstreuten Puppen in diesem Zustande noch als Auslöser wirkten, darf wohl angenommen werden, dass der für das Verhalten zuständige zentralnervöse Mechanismus nicht durch die Giftwirkung ausgefallen war.

b. Das Sammeln begifteter Puppen durch normale Arbeiterinnen.

—Die Puppen wurden durch Tauchen mit verschiedenen konzentrierten insektiziden Flüssigkeiten benetzt und nach Abtropfen und Abtrocknen in der oben beschriebenen Weise regelmässig in Ringschalen ausgelegt. Bei Verwendung von Giftstäuben wurden die Puppen kräftig mit dem Staub geschüttelt. In allen Fällen wurden die Puppen trotz Begiftung angenommen und zusammengeschnitten, jedoch wurde die Tätigkeit der Arbeiterinnen meist wegen des baldigen Einsetzens einer von den Puppen ausgehenden Kontaktvergiftung verlangsamt bzw. ganz unterbrochen. Da die Initialtoxizität bei E 605 f und HCH grösser ist als bei DDT und dem noch bedeutend langsamer wirkenden Chlordan, wurden bei den beiden letztgenannten Giften entsprechend mehr Puppen in der Versuchszeit zusammengetragen.

2.—DIE GEGENSEITIGE FÜETTERUNG BEGIFTETER TIERE

a. Das Verhalten vergifteter Futterholerinnen.—Für die Untersuchung des Fütterungsverhaltens wurden auf feuchtem, giftfreiem Filterpapier jeweils 50 ♀♀ von *L. niger* ohne Futterzugabe 48 Stunden lang eingezwängt ($t = 20^{\circ}\text{--}23^{\circ}\text{C.}$). Von dieser Gruppe wurden nach der 2—tägigen Hungerzeit 5 Tiere entnommen und in einer anderen Versuchsschale mit Honigwasser (1:1) gefüttert. Die Tiere hatten nach sehr kurzer Zeit ihren Kropf prall gefüllt und wurden sodann auf vergiftete Filter übertragen. Nach Eintreten des jeweils gewünschten Vergiftungsgrades setzte ich die Futterholerinnen zurück zu ihren hungrigen, aber gesunden Genossinnen. In allen Fällen wurden die Futterholer sofort und sehr lebhaft angebettelt, das ihnen anhaftende Gift wirkte nicht abschreckend. Die Regurgitation war bei allen Tieren des Vergiftungsgrades „1“ völlig normal, ganz gleich, welches Präparat verwendet worden war. Bei Vergiftungsstufe „3“ war die Regurgitation nach Applikation von DDT und Chlordan noch relativ normal, nach HCH-Behandlung war sie erschwert, da das Labium nicht mehr genügend vorgestreckt werden konnte. Bei E 605 f—Vergiftung konnten die Tiere des Stadiums „3“ deswegen nur noch sehr schwer Futtertropfen auswürgen, weil ihre Mandibeln fast ständig im Dauerkrampf verschlossen waren. Die Mandibeln müssen jedoch geöffnet werden, damit das den herausgewürgten Futtertropfen aufneh-

mende Labium entsprechend vorgestreckt werden kann. Die Reaktionen der Tiere lassen sich daher wiederum mit den in Tab. 2 erwähnten Ausfallsreaktionen der Mandibeln erklären. Im Stadium „5“ war es den Tieren nicht mehr möglich, Futter abzugeben. Erwähnenswert ist, dass auch die schwer gelähmten und auf dem Rücken liegenden Tiere noch angebettelt wurden. In einigen Fällen konnte beobachtet werden, dass einzelne mit Chlordan begiftete Futterholerinnen noch in Rückenlage (beginnende Vergiftungsstufe „5“) auf Anbetteln hin regurgierten. Mit der binokularen Lupe konnte hierbei erfolgreiche Futterübertragung beobachtet werden.

b. Das Verhalten gesunder Futterholer bei Vergiftung der Futterabnehmer.—Bei gleicher Methodik wurden umgekehrt zu den vorher geschilderten Versuchen nach Wegnahme von 5 Futterholerinnen die 45 zurückgebliebenen Tiere begiftet und nach Eintreten des Stadiums „1“ auf unbegifteter Unterlage mit den inzwischen gefütterten 5 Arbeiterinnen wieder zusammengebracht. In keinem einzigen Falle konnte beobachtet werden, dass ein begiftetes Tier die Futterträgerinnen angebettelt hätte. Auffällig war dagegen ein typisches Anbietungsverhalten der Futterträgerinnen: Die Tiere laufen langsam von vorne auf eine andere Ameise zu, die Mandibeln sind weit geöffnet, die Zunge ist vorgeschoben. Der Fühlerschaft ist steil nach hinten gelegt, mit den nach vorne gerichteten Geisseln werden ganz langsame Bewegungen durchgeführt. Die Geissel wird dabei abwechselnd geringfügig aufwärts und abwärts geführt sowie leicht einwärts und auswärts geschwenkt. Dass es sich hier um ein echtes Anbietungsverhalten handelt, geht daraus hervor, dass die Futterträger, die nirgends bei den vergifteten ♀♀ Erfolg hatten, in der gleichen Weise von Tier zu Tier gingen. In etwa 10 Minuten hatte jede der Futterholerinnen bei ca 20 ♀♀ Futter angeboten, die begifteten Tiere schreckten jedoch regelmässig zurück und putzten sich zumeist weiter. Ueber ein derartiges Anbietungsverhalten ist bei den Ameisen m. W. bisher nichts bekannt geworden (1), man kennt dagegen sehr gut das Betteln hungriger Tiere, die den Kopf ihrer Nestgenossen mit raschen Fühlerschlägen betrillern. Die langsamen Bewegungen des Anbieterverhaltens lösen so schnell die „Bettelbewegungen“, die hier richtiger „Bereitschaft zum Gefüttertwerden“ heissen müssten, als Antwort aus, dass sie unter normalen Umständen kaum beobachtet werden können, besonders da die fütternden Tiere bei der anschliessenden Regurgitation ihre Mundwerkzeuge und Antennen in gleicher Stellung belassen. Erst die toxikologische Ausschaltung der Futterabnahme durch den Partner ermöglichte die eindeutige Feststellung eines Anbieterverhaltens bei *L. niger* L. (PARDI hat 1947 bei *Polistes gallicus* ein Futteranbieten zwischen verschiedenen ranghohen ♀♀ beschrieben). Das beschriebene Verhalten zeigten die Futterholerinnen gegenüber den hungrigen ♀♀ nach Vergiftung mit sämtlichen in die Versuche einbezo-

(1) Wie mir erst bei der Korrektur bekannt wird, weist HÖLLDOBLER (1948) ausdrücklich auf das Futteranbieten hin.

genen Kontaktinsektiziden, ein Ende fand das Anbieten durch die allmähliche Kontaktbegiftung der Futterträgerinnen, bei denen immer mehr das Putzen über das Anbieteverhalten dominierte.

In einer weiteren Versuchsreihe wurde den Futterholern Honigwasser angeboten, das im Verhältnis 1:1 mit kontaktinsektiziden Flüssigkeiten versetzt war. Nach Verdünnung mit dem Futter wurde das Gift in folgenden Konzentrationen angeboten: HCH (γ -Komponente) 0,1 %, DDT 0,5 %, E 605 f 0,005 %, Chlordan 0,5 %. Das vergiftete Futter wurde in allen Fällen von den Arbeiterinnen aufgenommen—die DDT-Emulsion sowie die Chlordane-Emulsion wurden zuerst nur zögernd gefressen und an die hungrigen Nestgenossen weiterverfüttert. Während die Futterholer anfänglich leichte Schädigungen zeigten und sich anhaltend putzten, blieben wohl infolge der starken Verteilung bei 3 Giften letzten Endes alle Tiere ungeschädigt. Bei Chlordan waren 50 % der Tiere leicht geschädigt. Die Frassgiftwirkung kontaktinsektizider Substanzen dürfte bei niederen Konzentrationen für Ameisen unbedeutend sein. In stärkeren Dosierungen scheint jedoch insbesondere HCH als Frassgift gegen Ameisen verwendbar zu sein (MOSEBACH, 1953).

3.—ABWEHRVERHALTEN BEGIFTETER TIERE

Bei den Ameisen ist das gemeinsame Kampfverhalten bei Verteidigung oder Angriff ein wichtiger Grundzug ihrer sozialen Lebensweise. Ameisen, die verschiedenen Nestern angehören, stehen einander meist feindlich gegenüber, auch wenn sie der gleichen Art angehören (eine Ausnahme bilden jedoch verschiedene Arten, von denen hier die Nester der polygynen Kleinen Roten Waldameise, die friedlich in Kolonieverbänden zusammenleben, erwähnt seien; vergl. GÖSSWALD, 1950). Wie FOREL (1910) berichtet, reagiert *Myrmica* sp. auf Begiftung mit geringen Mengen von Sublimat (HgCl_2) in der Weise, dass die Tiere ihr Nest verlassen und sich gegenseitig heftig bekämpfen, diese Erscheinung ist sogar praktisch zur Bekämpfung von *Iridomyrmex humilis* (ANONYM, 1921) verwertet worden. Da Amputation der Antennen ebenfalls zu Kämpfen zwischen den Nestgenossen führt, glaubt FOREL die Sublimatwirkung auf Antennenausfall durch Nervenlähmung zurückführen zu können. Bei Verwendung der als Nervengifte wirkenden modernen Kontaktinsektizide ist die Frage von grossem Interesse, ob hier ähnliche Erscheinungen eintreten. 25 gesunde ♀♀ von *L. niger* wurden jeweils mit 25 Tieren des gleichen Nestes zusammengebracht, die nach Vergiftung mit verschiedenen Kontaktinsektiziden Schädigungsstufe „1“ oder „3“ aufwiesen. Bei *keinem* der geprüften Präparate bekämpften sich die Nestgenossen gegenseitig, die gesunden Tiere schreckten lediglich manchmal vor den begifteten zurück. Die Befunde von GÖETSCH (1953 zit.), nach denen Kontaktgifte im Ameisenstaat oft „Bürgerkriege“ auslösen, können demnach für die untersuchte Art *L. niger* nicht bestätigt werden, leider ist mir nicht bekannt, mit welchen Arten

GÖTSCH experimentiert hat (1). In anderen Versuchen wurden 50 begiftete *L. niger* ♀♀ mit jeweils 25 gesunden ♀♀ von *L. flavus* zusammengebracht. Die unterschiedliche Färbung der Arten ermöglichte eine genaue Zählung der kämpfenden Tiere und damit eine Kontrolle der Kampffähigkeit begifteter Ameisen. Zwischen den *L. flavus* und den *L. niger* mit Schädigungsgrad „1“ und „3“ entstanden in allen Fällen heftige Kämpfe, bei denen die gesunde *L. flavus* meist der aggressivere und erfolgreichere Kampfpartner war. Nur nach Vergiftung mit dem Phosphorsäure-Ester E 605 und mit Chlordan waren die im Stadium „1“ befindlichen *L. niger* sehr aktiv und dominierten über *L. flavus*; wie Tab. 2 zeigt, ist in diesem Stadium bei beiden Giften die Mandibelfunktion noch normal. Da im Vergleichsversuch zwischen gesunden Tieren beider Arten ebenfalls stets *L. flavus* unterliegt, kann man die Kampffähigkeit begifteter Tiere direkt mit dem Funktionszustand der Mandibeln in Zusammenhang bringen. Die Auslösung des Kampfverhaltens dürfte durch Ausfallserscheinungen an den Mandibeln allein jedoch nicht beeinträchtigt werden, denn die Tiere zeigten häufig, wenn auch erfolglos, Ansätze zu Abwehrreaktionen. Dabei wurde teilweise der Gegner durch Stossbewegungen mit dem Kopf vertrieben.

4.—GIFTUEBERTRAGUNG DURCH KONTAKT ZWISCHEN BEGIFTETEN UND UNBEGIFTETEN AMEISEN

Die Ameisen haben das Bestreben, mit ihren Nestgenossen ständig Kontakt zu finden. Dies zeigt der häufige Austausch von Fühlerschlägen zwischen sich begegnenden Tieren sowie das Betasten der Nestgenossen und das sicher thigmotaktisch bedingte Knäueln der ♀♀ im Nest. Es war daher anzunehmen, dass bei Berührung zwischen begifteten und unbegifteten Tieren auch eine Kontaktübertragung der modernen Insektizide erfolgen kann. Bei allen Versuchen wurde festgestellt, dass beim Puppensammeln, bei der Fütterung, bei Kämpfen und jedem anderen Kontakt zwischen Ameisen eine Uebertragung der verwendeten Berührungsgifte stattfindet. In vielen Fällen wurden von einer einzigen stark begifteten Arbeiterin auf unbegifteter Unterlage mehrere andere Tiere tödlich vergiftet. Die Uebertragung anhängender Staubgifte geht leicht vor sich, jedoch war auch die Giftübertragung durch Tiere, die auf mit flüssigen Insektiziden getränkten Filtern vergiftet worden waren, kaum geringer. Diese Uebertragung von Berührungsgiften ist für die Freilandbekämpfung von Ameisen von besonderer Wichtigkeit, muss jedoch in Freilandversuchen noch überprüft werden.

(1) SCHICK (1953) zeigte, daß kontaktvergiftete, auf den Waben mit unkoordinierten Bewegungen taumelnde Honigbienen von gesunden Tieren wutend angegriffen werden.

C.—ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

In ausgedehnten Versuchsreihen wurden ♀♀ von *Lasius niger* L., die durch Begiftung mit den Kontaktinsektiziden DDT, HCH, E 605 und Chlordan verschieden stark geschädigt waren, auf ihre Fähigkeit hin überprüft, einige für ihr soziales Verhalten typische Tätigkeiten noch richtig auszuführen. Die Störungen bei der Ausführung des Puppensammelns, bei der Fütterung und im Kampfverhalten lassen sich neben allgemeinen Lähmungserscheinungen vor allem auf Ausfallserscheinungen in der Mandibelfunktion zurückführen, die in einer für jedes Insektizid charakteristischen Weise eintreten. Da trotz funktioneller Störungen das jeweils entsprechende Appetenzverhalten erkennbar ist, kann man annehmen, dass anfänglich durch die Vergiftung keine zentralen Ausfallserscheinungen bewirkt werden. Wenn leicht begiftete ♀♀, die kein Futter mehr annehmen, mit gesunden Futterträgerinnen zusammengebracht werden, zeigt sich auf Seiten der Futterträgerinnen ein ganz eindeutiges Anbietungsverhalten, das sonst wegen der sofort einsetzenden Fütterung nur schwer zu beobachten ist. Kämpfe zwischen Nestgenossen als Folge der durch die Begiftung gesteigerten Erregbarkeit wurden unter der Einwirkung der appl. Gifte bei *L. niger* nicht beobachtet. Eine Uebertragung der angewendeten Insektizide durch Kontakt zwischen begifteten und unbegifteten Tieren findet leicht statt.

Résumé.

Dans des séries étendues d'expériences, des ouvrières de *Lasius niger* L. différemment et fortement intoxiquées par les insecticides DDT, HCH, E 605 f (Parathion) et Chlordane, furent éprouvées pour savoir si elles étaient encore capables de faire des actions sociales. Il est possible d'expliquer les dérangements chez les Fourmis recueillant des *pupæ*, donnant le fourrage et combattant par des changements de la fonction des mandibules. Ces changements arrivent dans une manière typique pour chaque insecticide. Parce que l'appétence correspondante est reconnaissable, on peut conclure que ne sont pas effectués de changements des fonctions centrales par l'intoxication commençante. Parce que les ouvrières facilement intoxiquées n'acceptent plus de fourrage, les fourrageurs sains offrent le fourrage avec une manière très typique. Il est très difficile d'observer cette manière dans le cas normal, car les Fourmis se donnent à manger tout de suite. Des combats ne furent pas observés entre les compagnons d'un nid chez les *L. niger*. Les insecticides examinés sont transmis facilement par le contact entre les Fourmis intoxiquées et leurs compagnons sains.

Summary.

In extend series of experiments workers of *Lasius niger* L., poisoned in different stages with the insecticides DDT, HCH, E 605 f (Parathion)

and Chlordane, were tested if they were still able for doing some works, typical for their social behaviour. The irregular working of ants collecting *pupæ*, feeding themselves and fighting can be explained above all by changements of the function of the mandibules. Such changements appeare in a manner, typical for each insecticid. Independet of the functional changements can be seen an appetence correspondenting with the behaviour. Therefore we can conclude, that primarily no changements of the central functions are effected by the examined insecticides. Because the hungry but poisoned ants don't eat, the food carring workers offer the food in a typical manner. It's difficult to observe this behaviour in the norm for the workers feed directly themselves. Fightings between poisoned ants of the same colony as a consequence of the higher excitability could not been observed by *L. niger*. The examined insecticides are easily transfered by contact between poisoned and unpoisoned ants.

LITERATURVERZEICHNIS.

- ANONYM. — Contra nuestras Hormigas (*Gazeta Rural*, Buenos-Aires, no. 162, 1921, 647).
- FOREL (A.). — *Das Sinnesleben der Insekten*, München, 1910.
- GETSCH (W.). — Die Staaten der Ameisen, 2. Aufl. (*Berlin-Göttingen-Heidelberg*, 1953).
- GÖSSWALD (K.). — Methoden zur Untersuchung von Ameisenbekämpfungsmitteln. A. Frassgifte, B. Staubförmige Berührungsgifte (*Mitt. Biol. Reichsanst.*, H. 55, 1937, 209-243, 245-270).
- GÖSSWALD (K.). — Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Metta Kinau-Verlag, Lüneburg, 1950 (*Zusammenfassung der Arbeiten seit 1932*).
- HÖLLDOBLER (K.). — Ueber ein parasitologisches Problem. Die Gastpflege der Ameisen und die Symphilieinstinkte (*Z. F. Parasitenkunde*, **14**, 1948, 3-26).
- HEINZ (H. J.). — Vergleichende Beobachtungen über die Putzhandlungen bei Dipteren im allgemeinen und bei *Sarcophaga carnaria* L. im besonderen (*Z. Tierpsychol.*, **6**, 1947, 330-371).
- MOSEBACH (E.). — Kontaktinsektizide als „Frassgifte“ gegen Ameisen (*Nachrichtenbl. d. Deutsch. Pflanzenschutzd.*, **5**, 1953, 121-124).
- PARDI (L.). — Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus*. (*Behaviour*, **1**, 1947, 138-171).
- SCHICK (W.). — Ueber die Wirkung von Giftstoffen auf die Tänze der Bienen (*Z. vgl. Physiol.*, **35**, 1953, 105-128).
- WIESMANN (R.). — Ueber einen biologischen Nachweis von Bienenvergiftungen mit den neuen synthetischen Kontaktinsektiziden (*Mitt. Biol. Zentralanst. Land-u. Forstw.*, Berlin-Dahlem, H. 70, 1951, 107-108).

RECHERCHES SUR LE CYCLE CHROMOSOMIQUE
DE LA FOURMI FILEUSE
ECOPHYLLA LONGINODA Latr.
(Hyménoptère *Formicoidea*)

par A. LEDOUX

Laboratoire de Zoologie Appliquée, Faculté des Sciences de Toulouse.

SOMMAIRE. — *Introduction.* — *Spermatogenèse*: Généralités, Spermatogonies, Spermatoctes, Spermiogenèse, Conclusion. — *Ovogenèse*, Ovaires, Formation des ovules, Conclusion. — *Division de maturation*: Œuf fécondé de femelle, Œuf non fécondé de femelle, Œufs d'ouvrières: gros œufs, petits œufs. — *Cycle chromosomique.* — *Considérations générales.* — *Bibliographie.*

INTRODUCTION

Dans un précédent travail effectué en Basse Côte d'Ivoire (voir *Bibliographie*), nous avons établi le cycle évolutif de cette Fourmi, qui appartient à la tribu des *Camponotinae*. Les résultats obtenus peuvent se résumer de la façon suivante :

1° Les ouvrières comme les femelles sont susceptibles de pondre.

2° Les œufs fécondés des femelles se développent normalement en ouvrières.

Les œufs non fécondés des femelles donnent des mâles.

Ces œufs, tous morphologiquement semblables, ovoïdes, mesurent environ 1^{mm},1 de long.

Il y a donc parthénogenèse arrhénotoque, ce qui est classique chez les Aculéates.

3° Les ouvrières pondeuses de type *Major* (M) et de type *minor* (m) ne sont jamais fécondées.

Presque toute l'année, et de temps à autre, en très grand nombre, on constate le dépôt de petits œufs (6/10 de millimètre de long en moyenne) qui se développent en général en ouvrières et quelquefois en femelles.

A certaines époques de l'année, les œufs pondus sont de taille plus grande (de l'ordre de 1 millimètre), morphologiquement semblables à ceux des femelles. Ils donnent alors naissance à des mâles.

Il y a donc chez les ouvrières une parthénogenèse deutérotoque.

Existe-t-il des différences chromosomiques correspondant aux différences morphologiques observées ?

Afin de résoudre ce problème, nous avons été amené à étudier la gamétogenèse et les premières divisions de ces différents types d'œufs.

Cette étude s'est heurtée à un certain nombre de difficultés.

1. S'il est facile de récolter des femelles, de constater si elles sont fécondées ou non, de prélever les pontes et de les fixer, il n'en est pas de même avec les ouvrières. En effet, dans les nids composés uniquement d'ouvrières, les pontes de petits œufs et de gros œufs se succèdent, sans que l'on puisse affirmer à coup sûr que des ovocytes de premier ordre observés dans les ovarioles donneront des gros ou des petits œufs.

Il y a une très forte probabilité pour que des ouvrières prises dans des nids où se rencontrent en abondance de gros œufs soient responsables de cette ponte. De même pour les ouvrières prises dans des nids à petits œufs. Ce fait n'est cependant pas certain, car les nombres d'œufs déposés sont très variables avec les nids, et il n'est pas possible de prévoir si l'on se trouve à la fin ou au milieu de la période de ponte d'une catégorie déterminée d'œufs ; donc que les ovocytes étudiés donneront ou non des œufs de la même catégorie.

C'est seulement grâce à un grand nombre d'examen de chaque cas que nous avons pu obtenir les résultats énoncés plus loin.

2. L'extrême petitesse des chromosomes, phénomène général chez les Hyménoptères Aculéates, souvent accolés les uns aux autres, rend leur dénombrement difficile. Pour cela, nous avons dû faire des moyennes sur de nombreuses cellules en voie de division.

3. Enfin les conditions de fixation en pays tropicaux semblent plus aléatoires qu'en France, sans doute en raison de l'altération rapide des produits employés (1). C'est pour cette raison que nous avons attaché beaucoup d'importance aux examens *in vivo*, surtout pour les premières divisions de l'œuf, qui, alors, sont beaucoup plus nettes.

Techniques.

Les testicules, ovaires et œufs, ont été fixés au Bouin alcoolique, au sublimé acétique, au liquide d'Orth ou au Flemming, puis colorés à l'hématoxyline ferrique, à l'hémalum ou au Feulgen et coupés à 7 ou 10 μ .

La méthode du carmin acétique et lacmoïd acétique a été très souvent utilisée sur du matériel frais après écrasement sur lame.

Enfin des frottis ont été observés au microscope à contraste de phase. D'excellents résultats ont été obtenus pour la spermatogenèse et les divisions de maturation de l'ovule.

Les fuseaux de division et les flagelles des spermatozoïdes apparaissent de façon particulièrement nette sur coupes déjà colorées et examinées au microscope à contraste de phase.

SPERMATOGENÈSE

GÉNÉRALITÉS. — La cytologie de la spermatogenèse des Hyménoptères Aculéates a été étudiée chez plusieurs genres d'Apides, de Vespides et

(1) Fait confirmé par les études cytologiques réalisées par les botanistes.

uniquement à notre connaissance, dans le genre *Camponotus* (H. LAMS, loc. cit.), parmi les *Formicoidea*.

Cette spermatogenèse présente un caractère aberrant. Alors qu'en général un spermatocyte de premier ordre donne naissance à quatre spermatozoïdes, nous trouvons, chez les Aculéates, deux types :

— le type *Vespa*, où un spermatocyte de premier ordre donne deux spermatozoïdes (*Camponotus* appartient à ce type) ;

— le type *Apis*, le plus évolué, où un spermatocyte de premier ordre donne un spermatozoïde.

Ce type aberrant semble lié à la constitution chromosomique haploïde des spermatogonies. Les mâles d'Aculéates nés d'œufs parthénogénétiques sont en principe des organismes haploïdes.

Certains auteurs se basant sur le fait que la taille des noyaux somatiques des mâles est identique à celle des noyaux des femelles (notamment chez l'Abeille) ont émis l'hypothèse d'une duplication précoce suivie d'une réduction également très précoce dans la lignée germinale seulement. Les mâles seraient donc somatiquement diploïdes et haploïdes dans la lignée germinale.

C'est ce point que nous avons essayé de vérifier chez *Ecophylla longinoda* Latr.

RECHERCHES PERSONNELLES. — Il est inutile de rechercher les différentes phases de la spermatogenèse dans les testicules du mâle adulte. En effet celui-ci, qui a une vie très courte, est pratiquement sexuellement mûr et apte à la fécondation peu de jours après l'éclosion de la nymphe. C'est aux stades antérieurs qu'il faut s'adresser pour en retrouver les principales étapes. D'une façon générale, on rencontre :

— chez la larve âgée de mâle (dernier stade), des spermatogonies quiescentes ;

— chez la prénympe, le début de la phase de multiplication ;

— chez la jeune nymphe, le début des divisions de maturation ;

— chez le jeune adulte, la spermiogenèse, c'est-à-dire la transformation des spermatides en spermatozoïdes.

Spermatogonies. — Chez la larve de mâle du dernier stade, les gonades se voient facilement. Elles constituent deux masses ovoïdes de 5/10 de millimètre de long sur 1 à 2/10 environ de large, situées symétriquement dans la région dorsale postérieure au-dessus de l'intestin moyen. Elles sont entourées d'une tunique épithéliale formée de petites cellules à noyaux mesurant environ 2 μ de diamètre.

Une coupe transversale montre deux ou trois groupes de 10 à 15 cellules à noyaux de 2,5 à 3,5 μ environ, qui sont les spermatogonies. Le noyau quiescent de ces spermatogonies présente, en général, un gros nucléole entouré de granulations chromatiques de disposition très variable : granules séparés ou reliés entre eux par un filament, très longs filaments avec quelques renflements, ou masses plus importantes (fig. 1).

Cet état se rencontre encore chez les très jeunes prénymphes. Assez précocement chez ces dernières, on commence à observer un amas de chromatine dans le noyau (fig. 2). C'est le début de la prophase des divisions de multiplication. Ces figures n'intéressent d'ailleurs qu'un petit nombre de cellules à la fois (8 à 10). Les autres spermatogonies demeurent à l'état quiescent.

La chromatine se présente sous des formes très variables dans lesquelles il n'est pas possible de dénombrer les chromosomes : soit granulations chromatiques reliées par des filaments colorables, soit formes massives présentant seulement des renflements.

A la métaphase, de nombreuses plaques équatoriales sont visibles. En vue latérale, les chromosomes placés les uns derrière les autres sont difficiles à dénombrer et apparaissent le plus souvent comme des formes massives. Mais, sur les vues polaires, on aperçoit dans de nombreux cas des granulations chromatiques soit séparées, soit plus ou moins coalescentes. On peut alors compter ces granulations. Leur forme est très variable : 1^o dans une même cellule, à côté de grains sphériques ou ovoïdes, se rencontrent des masses plus allongées quelquefois en forme de champignons ou d'haltères ; 2^o lorsque plusieurs plaques équatoriales en vue polaire coexistent dans la même préparation, il est rare que les mêmes formes de granulations chromatiques soient observées.

Pour cela, nous avons admis que les éléments plus ou moins allongés correspondaient à une coalescence de plusieurs chromosomes (fig. 3 et 4). Cette jonction de chromosomes est peut-être normale bien que temporaire. Nous ne pensons pas que la fixation défectueuse en soit la cause, car, avec les différents fixateurs employés, les résultats sont sensiblement identiques. Ce phénomène complique beaucoup le dénombrement des chromosomes. Aussi nous avons été amené :

— à faire des moyennes de comptages effectués sur le plus grand nombre possible de cellules — à considérer comme éléments distincts les particules présentant deux renflements nettement séparés bien que reliés les uns aux autres.

Les comptages effectués ont donné les résultats suivants :

Plaques équatoriales en vue polaire dans un même groupe de spermatogonies.

<i>Nombre de cellules.</i>	<i>Nombre de granulations.</i>	<i>Moyenne.</i>
19	229	12
25	292	11,6
7	86	12,3
10	124	12,4

La moyenne générale est de 11,98.

Il semble que l'on peut admettre qu'une spermatogonie de prénymphé contient 12 chromosomes.

En vue latérale, grâce au microscope à contraste de phase, on peut voir

dans certains cas le fuseau de division. Cependant les centrioles sont toujours invisibles (fig. 5 et 6). En vue latérale à l'anaphase, les chromosomes apparaissent, en général, très ramassés les uns sur les autres, ce qui s'observe encore à la télophase (fig. 7).

Le nombre des divisions des spermatogonies est difficile à évaluer. Mais on assiste, pendant la période prénymphale, à une augmentation considérable du volume des gonades. Les deux testicules primitifs observés chez la larve se divisent en de nombreux follicules testiculaires, qui, chez la nymphe, occuperont la quasi-totalité de la partie moyenne et postérieure de l'abdomen.

Le nombre de ces follicules est au maximum de 25. Ils sont ovoïdes. Leur volume est très variable : les plus grands mesurent 5 à 7/10 de millimètre de long sur 1 à 2/10 de millimètre de diamètre.

Spermatocytes. — Cette période de multiplication continue dans certains cas au début de la période nymphale. Mais, en général, les jeunes nymphes montrent des cellules à noyau quiescent qui sont les spermatocytes de premier ordre. La figure 8 représente un de ces spermatocytes. Des granulations en nombre variable apparaissent dans le noyau ; la colorabilité est bien moins marquée qu'au moment des divisions. Très souvent, on note la présence d'un gros nucléole. Aucun accroissement du volume cellulaire n'a été observé.

Cet état quiescent dure jusqu'à la fin du stade prénymphal et au début du stade nymphal. C'est alors qu'ont lieu les divisions de maturation.

La photographie (fig. 1, Pl. I) nous montre une coupe dans une très jeune nymphe. On observe, à côté de spermatocytes de premier ordre à l'état de repos, une région où toutes les cellules sont en voie de division.

Les phénomènes observés sont les suivants :

Dans tout un groupe isogénique, la chromatine nucléaire devient plus colorable et se rassemble en un certain nombre de granulations plus ou moins reliées entre elles par des filaments chromatiques (fig. 9, *a*). Le nucléole ne disparaît pas toujours.

Ces granulations s'enflent encore et s'isolent les unes des autres en général. Ce stade est la prophase de la première division de maturation, vraisemblablement le stade pachytène (fig. 9, *b*). Le nombre des chromosomes est encore ici voisin de 12. La cellule du spermatocyte de premier ordre, qui était sensiblement sphérique, prend alors une forme allongée, en même temps que l'on voit apparaître (à l'examen au microscope à contraste de phase) un fuseau de division (fig. 10). Souvent, cependant, nous n'avons pu le mettre en évidence, bien que la cellule ait déjà pris la forme allongée.

Dans tous les cas, il est beaucoup plus visible dans la région du bourgeon que dans la partie opposée.

Les chromosomes se rassemblent vers le centre de la cellule. Il n'existe pas de plaque équatoriale à proprement parler ; les chromosomes demeurent les uns à côté des autres, constituant un amas sphérique. On observe même parfois (fig. 10) un nucléole persistant. La cellule s'allonge de plus

en plus en s'amincissant à une extrémité. Le fuseau disparaît. Aucun mouvement de la matière chromatique ne se manifeste.

Ce phénomène est donc identique à celui décrit par LAMS chez *Camponotus herculeanus* et comparable à ceux observés par divers auteurs à propos de la spermatogenèse des Apides et des Vespides. Il s'agit de la



Fig. 1 à 15. — SPERMATOGÈNESE : 1, spermatogonies quiescentes (larves du dernier stade). Bouin-hématoxyline ; 2, début de prophase (prénymph). Bouin-hématun ; 3, fin de prophase (prénymph). Bouin-hématun ; 4, plaque équatoriale (vue polaire). Orth-Feulgen ; 5, plaque équatoriale, vue latérale. Bouin-hématun, contraste de phase ; 6, début d'anaphase ; 7, télophase ; 8, spermatocyte de premier ordre. Bouin-hématun ; 9 a, début de prophase de la première division de maturation ; 9 b, plaque équatoriale (vue polaire) ; 10, plaque équatoriale avec fuseau de division. Début d'allongement de la cellule. Le nucléole n'a pas disparu ; 11, fin de la première division de maturation ; 12 a et b, seconde division ; 12 c et d, télophase de la seconde division. (Les figures 9 à 12 proviennent de matériel fixé au sublimé, Bouin ou Orth et coloré à l'hématoxyline, hématun ou carmin acétique. Les fuseaux ont été vus au contraste de phase.) 13 a, spermatides (nymphes). Bouin-hématun ; 13 b, début de la spermiogénèse. Sublimé, hématoxyline ; 14, formation du flagelle. Sublimé-Feulgen, contraste de phase ; 15, spermatozoïdes (adultes) (*idem*).

première division de maturation, qui est en fait une division avortée avec formation d'un bourgeon protoplasmique, mais sans mouvement chromosomique. Ce bourgeon demeure à l'extrémité de la cellule sans qu'on puisse déceler une membrane de séparation (fig. 11).

Après cette première division anormale, le noyau ne revient pas au repos. Les éléments chromatiques, au contraire, se rapprochent de plus en plus en une masse dans laquelle il est difficile de distinguer les chromosomes

(fig. 12, *a*). On voit alors apparaître un nouveau fuseau de division sur lequel, cette fois, la chromatine se dispose en une plaque équatoriale typique, bien que les chromosomes demeurent étroitement accolés les uns aux autres (fig. 12, *b*). L'anaphase et la télophase (fig. 12, *c*, *d*) sont du type normal. Les deux masses chromatiques disposées aux deux pôles de la cellule ne tardent pas à constituer deux cellules différentes après division du cytoplasme (fig. 12, *d*). Cette seconde division correspond à la deuxième division de maturation et donne naissance aux spermatides. Sur certains d'entre eux, on devine le reliquat protoplasmique de la première division.

Les spermatides reviennent alors à l'état quiescent (fig. 13, *a*). Les noyaux montrent des granulations ou des chapelets faiblement colorables avec un ou deux nucléoles. Pratiquement, dans les testicules de nymphes d'âge avancé, on ne rencontre que des spermatides.

Spermiogenèse. — Le temps de quiescence des spermatides est variable. Certains se retrouvent dans cet état à l'extrémité des follicules testiculaires des imagos; d'autres, au contraire, commencent chez les nymphes âgées leur transformation en spermatozoïdes.

On constate alors un rassemblement de la chromatine au centre de la cellule (fig. 13, *b* et Pl. I, fig. 2), qui devient très colorable.

L'extrême petitesse de la cellule (2 μ environ) permet mal de suivre avec précision l'évolution ultérieure (1).

On observe seulement un allongement de la cellule et de la masse chromatique qu'elle renferme. Une large vacuole apparaît dans le cytoplasme. En même temps, le flagelle, bien visible au contraste de phase, amorçe son développement (fig. 14). L'ensemble s'allonge de plus en plus; le cytoplasme de la spermatide disparaît et le spermatozoïde prend sa forme définitive (fig. 15 et Pl. I, fig. 3 et 4).

La taille de ce spermatozoïde est de 7 μ pour le renflement céphalique, moins de 1 μ en largeur à la base. Le flagelle mesure de 10 à 15 μ .

Ces derniers résultats sont très différents de ceux de TOEDTMANN, sur *Formica rufa*, qui donne comme mesure 38,3 μ de long sur 3 μ d'épaisseur pour la tête et 519 μ sur 2,5 μ pour le flagelle.

Nous n'avons pas pu encore vérifier ces chiffres sur des mâles de *Formica*, mais un spermatozoïde de 575 μ , soit plus d'un demi-millimètre, est certainement chez les Fourmis un cas exceptionnel.

CONCLUSION

Cette étude de la spermatogenèse nous a permis de retrouver les principaux faits observés par de nombreux auteurs chez les Hyménoptères Aculéates.

La première division de maturation est anormale; elle aboutit à la for-

(1) Cette étude va être entreprise avec des préparations au microscope électronique.

mation d'un bourgeon anucléé assimilé à un premier « globule polaire » purement cytoplasmique.

La seconde division de maturation donne naissance à deux spermatides, donc est ici du type *Vespa*, comme l'a montré LAMS sur *Camponotus*.

Anticipant sur ce que nous verrons plus loin dans l'ovogenèse, nous pouvons admettre que ce nombre de douze chromosomes représente le nombre haploïde.

Le caractère aberrant de ces divisions, dont aucune n'est réductrice, est certainement en rapport avec cette constitution. Mais, si la lignée germinale est haploïde, en est-il autrement des cellules somatiques ?

Les mitoses somatiques sont assez rares et difficiles à trouver. Cependant : *a.* dans les blastodermes âgés de deux jours environ, nous avons pu observer, dans les plaques équatoriales, un nombre de chromosomes voisin de 12; la taille des cellules est sensiblement la même que celle des spermatogonies; ce blastoderme est donc haploïde (fig. 49); = *b.* dans les cellules en division de l'hypoderme de la prénymphe de mâle, les plaques équatoriales et les anaphases montrent distinctement des nombres de chromosomes également voisins de 12 (fig. 50). Les tailles des noyaux de ces cellules sont de l'ordre de 2,5 μ à 3 μ .

Nous sommes donc amené à admettre que les mâles d'*Ecophylla longinoda* Latr. sont des organismes haploïdes aussi bien dans leur germen que dans leur soma.

OVOGENÈSE

Nous avons vu, dans l'introduction, que, chez *Ecophylla longinoda*, des œufs sont pondus par toutes les castes femelles, aussi bien les femelles ailées que les deux formes d'ouvrières (*major* et *minor*). Dans le but d'établir une comparaison de la formation des ovules, l'étude de l'évolution ovarienne a été entreprise dans les différentes formes : *a.* individus morphologiquement très différents, telles femelles ailées, ouvrières *major* et *minor*; *b.* individus morphologiquement semblables, mais pondant des œufs de tailles différentes (gros et petits œufs).

Ces études, menées parallèlement, n'ont montré aucune différence entre les divers types, et cela jusqu'à un stade très avancé de la croissance de l'ovule. C'est pourquoi, pour éviter des redites, nous exposerons simultanément nos résultats sur l'ovogenèse dans les différents types envisagés.

Les ovaires. — C'est surtout par la dissection que les résultats décrits ci-dessous ont été obtenus. Les coupes réalisées par la suite les ont confirmés.

Femelles ailées. — Chez la nymphe de femelle d'âge avancé, l'appareil génital est, en général, bien visible. Le nombre d'ovarioles est variable et de l'ordre de 8 à 12. Mais on ne constate aucun renflement indiquant la présence d'ovules en voie de développement. L'extrémité de l'ovariole

renferme des ovogonies dont les noyaux sont à l'état quiescent. Des réserves lipidiques s'amassent dans l'abdomen.

Chez la jeune femelle, l'appareil génital présente un aspect assez voisin.

Dès leur éclosion, les femelles sont prises en charge par les ouvrières qui les nourrissent abondamment. Pendant cette période d'élevage qui dure fort longtemps, on constate : *a.* une augmentation importante des réserves adipeuses, indiquées extérieurement par la croissance en volume de l'abdomen ; *b.* par le début de formation des ovules. A la base des ovarioles, ces ovules peuvent atteindre la taille de 4 à 5/10 de millimètre. Ces ovules ne sont vraisemblablement pas pondus, car on en rencontre souvent en voie de dégénérescence. Ou bien, s'ils sont pondus, les ouvrières doivent les dévorer immédiatement.

Le nombre des trachées et trachéoles est considérable. Elles forment tout un lacis autour des ovarioles. Jusqu'au début de la ponte (soit après essaimage simple, soit après bouturage), le nombre des ovarioles est sensiblement le même que chez la nymphe : 8 à 12.

Après le début de la ponte, on constate : une augmentation du nombre des ovarioles (15 à 20) ; une formation très rapide des ovules. On en observe toujours 4 ou 5 de grande taille (7 à 10/10 de millimètre), à la base des ovarioles.

Ouvrières. — Chez les nymphes âgées d'ouvrières (*major* et *minor*), la dissection ne permet pas de mettre en évidence de façon sûre l'appareil génital. Chez certaines jeunes ouvrières, on observe des ovarioles en petit nombre (6 au maximum) dans un état identique à celui décrit pour les nymphes de femelles.

Chez les ouvrières âgées, plusieurs cas sont à considérer : 1^o ouvrières capturées dans les colonnes de chasse : un pourcentage variable (30 à 50 p. 100 environ) montre des ovaires développés avec ovules de 2 à 4/10 de millimètre ; les autres ont des ovaires rudimentaires ou bien n'en possèdent pas du tout (ceci surtout chez les ouvrières *minor*) ; 2^o ouvrières capturées dans des nids néoformés : beaucoup possèdent des ovaires développés (60 à 70 p. 100) avec jeunes ovules de 2 à 3/10 de millimètre ; 3^o ouvrières capturées dans des nids où a lieu la ponte. De nombreuses ouvrières possèdent des ovaires présentant les différentes phases de l'évolution ovulaire. Deux nids étudiés ont donné les résultats suivants :

1^o Nid avec gros œufs :

♀ <i>M</i>	♀ <i>m</i>	♂ <i>M</i> avec ovules + ou — développés.	♂ <i>m</i> avec ovules + ou — développés.	Œufs.	Jeunes larves.
50	230	42	125	27	64

Donc environ 80 p. 100 des ♂ *M* et 50 p. 100 des ♂ *m* sont susceptibles de participer à la ponte.

2° Nid avec petits œufs :

♂ <i>M</i>	♀ <i>M</i>	♂ <i>M</i> avec ovules ± développés.	♂ <i>m</i> avec ovules ± développés.	Œufs. nombreux.	Jeunes larves.	L.	<i>N</i> ♂ <i>M</i>
70	125	105	52		17	12	2

Soit donc environ 60 p. 100 de ♂ *M* et 40 p. 100 de ♂ *m* devaient participer à la ponte.

Notons que, dans ces deux cas, un certain nombre d'ouvrières ne présentaient aucun développement apparent de l'ovaire. Dans le premier cas : ♀ *M* 10 p. 100 et ♀ *m* 25 p. 100 ; dans le second cas : ♀ *M* 15 p. 100 et ♂ *m* 30 p. 100.

Les autres possédaient un tractus génital rudimentaire. Il est impossible, dans une colonie, d'apprécier l'âge des individus. Seules les très jeunes ouvrières qui n'ont pas encore acquis leur pigmentation définitive peuvent être reconnues. Comme nous l'avons dit, parmi celles-ci se rencontre déjà cette distinction entre ouvrières avec et sans rudiment ovarien.

Existe-t-il deux catégories génétiquement différentes d'ouvrières, ou bien cela provient-il de la qualité de la nutrition larvaire ?

Nous ne pouvons répondre à cette question, les tailles des individus avec et sans ovaires étant sensiblement les mêmes.

Chez les ouvrières à ovaires développés, il n'y a jamais plus de six ovarioles (Pl. I, fig. 5). Ces observations nous permettent de conclure : que la majorité des ouvrières (*major* et *minor*) possèdent des ovaires ; que, suivant les lieux de capture, le pourcentage des ouvrières avec ovaires et le développement de ces ovaires varient.

Il est possible qu'il y ait division du travail biologique de reproduction : soit dans le temps, les chasseresses ou constructrices n'étant plus ou pas encore des reproductrices ; soit dans l'espace, les ouvrières reproductrices étant plus spécialement confinées au voisinage ou dans les nids à reproduction.

La première hypothèse nous paraît la plus vraisemblable.

La formation des ovules. — L'étude séparée de la formation des ovules chez la femelle, l'ouvrière *major* et l'ouvrière *minor* (prises dans des nids à gros œufs et des nids à petits œufs) ne nous a pas permis de noter d'importantes différences ; c'est pourquoi, dans l'exposé qui va suivre, nous ne réserverons pas un chapitre à chacun de ces types, mais envisagerons chaque étape de l'évolution ovulaire pour toutes les formes.

a. *Ovogonies.* — L'extrémité des ovarioles (*germinarium*) présente des ovogonies dont les noyaux sont tous quiescents et sont formés de granulations très nombreuses, souvent reliées les unes aux autres et de colorabilité très variable (fig. 16). Les figures sont identiques dans toutes les castes femelles, et les noyaux mesurent environ 5 à 6 μ .

Après la zone des ovogonies à noyaux quiescents, se trouvent parmi des

noyaux quiescents des noyaux en division : c'est la zone de multiplication (fig. 16). Beaucoup de ces cellules en division montrent une chromatine très ramassée et dans laquelle il est difficile de compter les chromosomes. Cependant, dans certains cas, ce dénombrement est possible. Les résultats obtenus, par les mêmes méthodes que chez le mâle, sont les suivants :

- Chez la femelle ailée, la moyenne est de 22,5 (fig. 30, 31, 32) ;
- Chez l'ouvrière *major* (dans des nids à gros œufs), 21,7 (fig. 17, 18 *a* et *b*) ;
- Chez l'ouvrière *major* (dans des nids à petits œufs), 22,3 ;
- Chez l'ouvrière *minor* (dans des nids à gros œufs), 22 ;
- Chez l'ouvrière *minor* (dans des nids à petits œufs), 22,6 (fig. 25, 26).

La taille des plaques équatoriales est comprise chez toutes ces formes entre 3,5 μ et 4 μ .

Nous constatons donc que : le nombre des chromosomes est sensiblement le même pour l'ouvrière et la femelle ; la moyenne générale est voisine de 22.

Comme nous avons admis pour le mâle un nombre voisin de 12 — qui serait le nombre haploïde — les chiffres trouvés pour les castes femelles ne correspondent pas au nombre diploïde, qui serait 24.

Le difficulté du dénombrement exact de chromosomes très petits, presque tous semblables et souvent étroitement accolés, peut sans doute expliquer les différences observées.

Il n'est pas exclu non plus que certains éléments chromatiques, que nous avons considérés comme une unité, soient en réalité des chromosomes doubles (*Sammelchromosomen*), dont l'existence a été montrée chez l'Abeille.

La taille des noyaux quiescents est : chez les mâles, 3,5 μ à 4 μ ; chez les ♂ et ♀, 5 μ à 6 μ .

La taille des plaques équatoriales est : chez les mâles, 2,5 μ à 3 μ ; chez les ♂ et ♀, 3,5 μ à 4 μ .

Si on admet qu'il existe un rapport constant entre la taille du noyau et le nombre de chromosomes, ces mensurations montrent que la masse chromatique des castes femelles n'est pas double de celle des mâles.

La division des ovogonies se poursuit normalement, et on peut voir d'assez nombreuses télophases avec fuseaux (fig. 27). Il ne nous a pas été possible d'évaluer le nombre des divisions des ovogonies.

Après cette période de multiplication, les noyaux ne reviennent pas à l'état quiescent après la télophase. On constate l'existence très fugace d'un stade où la chromatine prend un aspect filamenteux. La chromatine demeure alors fortement colorable dans tous les noyaux.

Deux évolutions se présentent : dans la plupart des noyaux, la chromatine se résout en petits granules, soit isolés, soit reliés les uns aux autres (fig. 19, *a*) ; dans quelques-uns, au contraire, les filaments chromatiques s'épaississent et se rassemblent à un pôle du noyau (fig. 19, *b* et Pl. I, fig. 6).

Ce comportement des chromosomes correspond à la préméiose. Le stade filamenteux qui se produit dans toutes les cellules est un leptotène. La formation de granules caractérise les futures cellules nourricières. L'amas

chromatique à un pôle du noyau est le stade synapsis, qui ne se rencontre que chez les futurs ovocytes. Il n'est cependant pas possible d'observer la pseudo-réduction des chromosomes ; ceux-ci sont extrêmement ramassés et très colorables, c'est la seule chose que l'on puisse affirmer (fig. 19, *b*).

b. Différenciation. — Dans la région suivante de l'ovariole, se produit la différenciation entre cellules nourricières et cellule reproductrice proprement dite, c'est-à-dire l'ovocyte.

Cette différenciation, qui s'amorce d'abord par les modifications nucléaires que nous venons de voir, se poursuit à la fois sur les plans cytoplasmique et nucléaire : 1° les cellules nourricières montrent un noyau de plus en plus granuleux avec de nombreux nucléoles fortement colorables ; leur nombre est de l'ordre de 25, rarement 30 ; lorsque l'ovule est prêt à être pondue, elles disparaissent ; — 2° l'ovocyte subit une croissance rapide ; le cytoplasme s'enrichit en vitellus, le noyau perd peu à peu sa colorabilité et s'entoure de « noyaux accessoires » en nombre variable, mais toujours assez élevé, 25 à 35, jouant un rôle dans la vitellogenèse ; — 3° les cellules folliculeuses entourent très précocement l'ovocyte, ne laissant qu'un pont cytoplasmique entre celui-ci et les cellules nourricières.

L'évolution générale est la suivante : dès que l'ovocyte est reconnaissable, on observe que les cellules nourricières l'entourent complètement et entrent en rapport étroit avec lui (fig. 20 et Pl. I, fig. 7). Au fur et à mesure que l'ovocyte augmente de taille, les cellules nourricières à gros noyaux se placent latéralement et au-dessus de l'ovocyte, c'est-à-dire dans la région la plus proche du *germinarium*, tandis que les cellules folliculeuses, à petits noyaux, se placent à la base de l'ovocyte. Elles se multiplient activement et finissent par entourer complètement celui-ci.

Les dessins (fig. 19 et 20) montrent cette évolution, qui nous est apparue comme tout à fait identique dans les divers types de Fourmis envisagés (femelle, ouvrières *major* et *minor*) et dans les diverses formes d'œufs (petits et gros).

Dans la figure 20, *a*, le cytoplasme ovulaire s'est déjà considérablement accru. Il présente toujours une structure homogène. Le noyau a un volume sensiblement supérieur à celui des cellules nourricières voisines, mais la masse chromatique est toujours très colorable et ramassée autour d'un pôle du noyau. (fig. 20, *b*).

Les cellules nourricières montrent diverses structures nucléaires. Certains noyaux se manifestent encore avec des filaments chromatiques assez bien individualisés, sous une forme assez voisine de celle qu'ils possédaient à la fin de la période de multiplication.

Ces structures se rencontrent surtout dans les cellules nourricières les plus éloignées de l'ovocyte. D'autres noyaux montrent une structure nettement granuleuse. Le volume de la masse colorable du noyau augmente légèrement. Ce type cellulaire se rencontre surtout aux alentours de l'ovocyte. Cette modification de structure, qui s'accentuera d'ailleurs par

la suite, est évidemment en rapport avec la phase de croissance amorcée par l'ovocyte.

La figure 21 montre un stade plus avancé de l'ovocyte (noyau $7,5 \mu$,

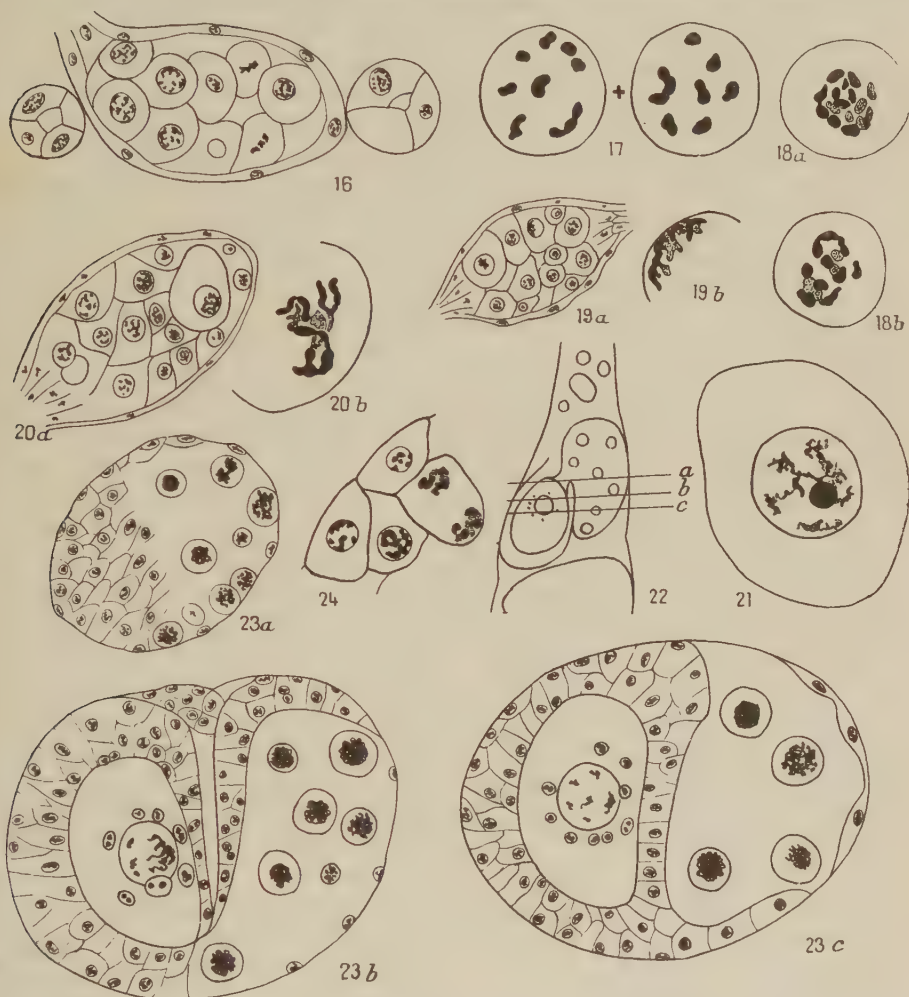


Fig. 16 à 24. — OVOGÈSE DES OUVRIÈRES MAJOR : 16, gros œufs. Extrémité d'ovariole ; oovogonies quiescentes et métaphase des divisions de multiplication (latéralement, tubes de Malpighi). Orth-hémalun ; 17, gros œufs. Deux vues successives dans un noyau prophasique d'ovogonies. Orth-Feulgen ; 18 a et b, gros œufs. Deux plaques équatoriales. Bouin-hémalun ; 19 a, petits œufs. Section d'ovariole, début de différenciation. Bouin-hémalun ; 19 b, petits œufs. Noyau synaptonemal. Futur ovocyte ; 20 a, gros œufs. Ovocyte de premier ordre et cellules nourricières. Début de la phase d'accroissement ; 20 b, gros œufs. Détail du noyau de l'ovocyte. Orth-hémalun ; 21, gros œufs. Noyau de l'ovocyte. La chromatine a un aspect filamenteux. On remarque un gros nucléole. Orth-hémalun ; 22, gros œufs. Schéma d'ensemble explicitant les trois coupes successives (fig. 23) dans un ovocyte pendant la phase d'accroissement. Bouin-hémalun ; 23 a, région supérieure. Cellules folliculaires en voie de division et cellules nourricières ; 23 b, région moyenne. Noyau de l'ovocyte accompagné de « noyaux accessoires » ; 23 c, région inférieure. Les cellules folliculaires entourent complètement la base de l'ovocyte ; 24, gros œufs. Division des cellules folliculaires dans un ovocyte déjà âgé. Orth-hémalun.

cellule 26 μ). On constate une augmentation notable de la taille de l'ovocyte, une légère augmentation de taille du noyau en même temps qu'une diminution de sa colorabilité. La masse chromatique semble se répartir plus largement. De plus, on assiste quelquefois à la formation d'un gros nucléole (cette formation n'est absolument pas générale).

Les figures 22 et 23 montrent trois coupes successives dans le même ovocyte d'un stade plus avancé que le précédent (taille du noyau : 7,5 μ environ ; de l'ovocyte : 35 μ environ). L'ovocyte s'est donc accru, alors que le noyau a conservé la même taille. Dans cette série, nous trouvons tous les éléments décrits par de nombreux auteurs dans l'ovogenèse des Aculéates. Les cellules nourricières : leur noyau poursuit son évolution dans le sens granuleux, toujours très colorable. Elles n'entourent plus l'ovocyte, mais sont placées latéralement et au-dessus de lui. Celui-ci commence à prendre sa position définitive à la base des cellules nourricières. L'ovocyte continue son accroissement de taille. Le noyau renferme des filaments moins colorés que ceux des cellules nourricières. Il est entouré par les « noyaux accessoires » apparus brusquement et en grand nombre (20 à 30). Enfin les cellules folliculaires, chez lesquelles on note de nombreuses figures de division, entourent maintenant presque complètement l'ovocyte, ne laissant qu'un pont cytoplasmique entre celui-ci et les cellules nourricières.

De nombreux auteurs se sont demandé quels étaient l'origine et le rôle de ces noyaux accessoires, et les avis sont très partagés. Observés et décrits chez les *Formicoidea*, sous le nom de *Nebenkern*, par BLOCHMANN, celui-ci pensait, étant donné leur situation au voisinage du noyau de l'ovocyte, à un bourgeonnement de ce dernier leur donnant naissance. HENNEGUY croit qu'ils dérivent de l'épithélium folliculaire. M. LOYEZ décrit des « pseudo-noyaux » et conclut qu'ils proviennent de granules éjectés par l'ovocyte, les cellules nourricières et les cellules folliculaires. BÜCHNER affirme que les noyaux accessoires se forment « aus basichromatischen Granulis, die in der Nährzellen gebildet, ins Ei einwandern und eine Flüssigkeits aussammlung erregend, zum primären Nucleolus werden » (chez *Camponotus* et *Myrmecina*).

Chez *Camponotus*, l'apparition serait très précoce, bien avant que l'ovocyte soit enveloppé par les cellules folliculaires. Ce serait là, évidemment, un argument contre l'hypothèse de formation de ces noyaux accessoires à partir des cellules folliculaires.

Selon HOGBEN, qui a étudié l'ovogenèse chez *Formica rufa*, l'apparition de ces noyaux ne serait pas aussi précoce. Cependant l'origine folliculaire lui semble douteuse, car, d'une part, le grand nombre de noyaux secondaires n'est pas en rapport avec celui — beaucoup trop faible — des divisions des cellules folliculaires ; d'autre part, la nature des noyaux est différente, granuleuse chez les cellules folliculaires, massive dans les pseudo-noyaux.

Nos préparations colorées et examens sur le vivant au microscope à contraste de phase nous donnent les résultats suivants : les noyaux accessoires apparaissent alors que l'ovocyte, ayant atteint une taille de 30 μ environ, est déjà presque entouré par les cellules folliculaires. A ce moment,

le noyau de l'ovocyte est très proche du pont cytoplasmique reliant celui-ci aux cellules nourricières, région où les cellules folliculaires sont en active prolifération (fig. 23, a). On observe (fig. 23, b), chez certaines de celles-ci, une condensation du noyau qui perd l'aspect filamenteux quelquefois plus ou moins granuleux des cellules folliculaires et prend celui massif caractéristique des pseudo-noyaux. Ces pseudo-noyaux, rassemblés autour de l'ovocyte (fig. 23), se présentent le plus souvent divisés en deux éléments séparés, mais quelquefois les deux masses colorées sont coalescentes. Ces figures rappellent tout à fait celles données par BÜCHNER et qu'il interprète comme un bourgeonnement de ces noyaux accessoires. Il semble donc que, à l'origine, quelques noyaux, issus des divisions des cellules folliculaires, se rassemblent autour du noyau de l'ovocyte, grossissent et se divisent, multipliant ainsi le nombre de ces figures et la répartition de plus en plus étendue dans le cytoplasme ovocytaire en croissance.

Cependant, encore que de façon plus rare, on assiste à la formation tardive de nouveaux pseudo-noyaux à partir de cellules folliculaires, occupant une position quelconque par rapport à l'ovocyte (fig. 29). Deux masses chromatiques s'isolent dans une cellule folliculaire sans que nous ayons pu (sauf exception, fig. 28) mettre en évidence un fuseau de division (fig. 24). L'une d'entre elles pénètre dans le cytoplasme ovocytaire et bientôt s'isole dans une « vacuole » peu colorable. Ces « pseudo-noyaux » restent d'ailleurs toujours situés à la périphérie de l'ovocyte et ne semblent pas grossir ni se diviser. Cette observation confirme celle d'HOGBEN, qui a noté chez *Formica rufa* une répartition assez vaste, dans tout le cytoplasme ovocytaire, des noyaux accessoires. Il interprétait ceci comme une migration des noyaux au cours de la vitellogenèse.

Chez *Ecophylla*, cette migration existe, mais les pseudo-noyaux ne s'éloignent jamais beaucoup du noyau de l'ovocyte, et ceux que l'on rencontre près de la périphérie proviennent vraisemblablement tous de formation secondaire et non de la division des premiers. Le noyau de l'ovocyte perd peu à peu sa colorabilité. On peut le repérer aisément dans les stades les plus jeunes, mais, dès que les noyaux accessoires sont assez nombreux,

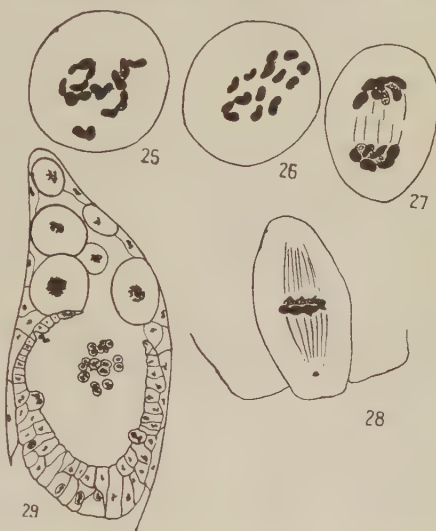


Fig. 25 à 29. — OVOGÈSE DES OUVRIÈRES MINOR : 25, 26, 27, petits œufs. Différentes phases de la division d'une ovogonie. Bouin-hémalun ; 28, division d'une cellule folliculaire. (L'existence d'un fuseau a été très rarement observée.) Bouin-hémalun, contraste de phase ; 29, petits œufs. Ovocyte. Cellules nourricières, noyaux accessoires et cellules folliculaires en voie de division dans la région périphérique de l'ovocyte. Orth-hémalun.

Chez *Ecophylla*, cette migration existe, mais les pseudo-noyaux ne s'éloignent jamais beaucoup du noyau de l'ovocyte, et ceux que l'on rencontre près de la périphérie proviennent vraisemblablement tous de formation secondaire et non de la division des premiers. Le noyau de l'ovocyte perd peu à peu sa colorabilité. On peut le repérer aisément dans les stades les plus jeunes, mais, dès que les noyaux accessoires sont assez nombreux,

il devient difficile de le mettre en évidence. Le noyau des cellules nourricières, au contraire, devient de plus en plus gros et colorable. Le caractère granuleux s'accroît, phénomène en rapport avec la fonction vitellogène des cellules nourricières (Pl. I, fig. 8).

En fin d'évolution, ces noyaux sont des éléments massifs, le plus souvent sphériques, mais présentant quelquefois une forme aplatie avec des prolongements à « allure de pseudopodes » (Pl. I, fig. 6). Les cellules nourricières commencent alors à dégénérer.

Pratiquement, ces phénomènes de dégénérescence s'observent lorsque l'ovocyte mesure 5 à 7/10 de millimètre. Les noyaux accessoires disparaissent également à ce stade. Chez les ouvrières productrices de petits œufs, la croissance des ovocytes s'arrête alors, et la ponte a lieu vraisemblablement immédiatement, tandis que, chez les femelles et les ouvrières à gros œufs, l'augmentation de la taille se poursuit pendant un certain temps qu'il ne nous a pas été possible de préciser (1).

CONCLUSION

De cette étude, nous concluons que : *a.* il n'existe pas de différence entre l'évolution nucléaire de l'ovule de la femelle ailée et celle des ouvrières, et ceci quel que soit le type de l'ouvrière (*major* ou *minor*) et quelle que soit la catégorie de l'œuf pondue ; *b.* dans tous les cas, le noyau de l'ovocyte présente un stade synapsis ; *c.* la taille définitive des œufs est fonction de la précocité de la ponte. Les petits œufs d'ouvrières sont des œufs déposés avant l'achèvement de la vitellogénèse normale.

LES DIVISIONS DE MATURATION

L'étude des divisions de maturation a été surtout réalisée sur du matériel vivant examiné au microscope à contraste de phase.

Les œufs récoltés dans des nids en place sur arbre ou dans des élevages sont placés sur une lame, puis très rapidement fendus, grâce à une lame de rasoir. Le cytoplasme forme une petite goutte hémisphérique. Après avoir retiré le chorion, on place une lamelle ultra-mince qui provoque l'étalement. Dans ces conditions, la préparation se dessèche en quelques minutes, temps cependant suffisant pour un examen. L'avantage de cette méthode est d'être extrêmement rapide et de permettre d'examiner un grand nombre d'œufs. En effet, les œufs récoltés sont d'âges différents et, s'il est facile de reconnaître à son aspect extérieur un œuf de trente-six à quarante-huit heures déjà fortement embryonné, il n'est pas possible de trouver à coup sûr les premières divisions.

(1) Nous n'avons pas étudié en détail la formation du vitellus, ni l'existence des organismes symbiotiques. Signalons seulement que, si l'on écrase sur une lame un ovocyte de 3/10 de millimètre environ, extrait après dissection de l'ovariole, on constate qu'il est entièrement envahi par des bactéries que l'on voit se mouvoir entre les sphères vitellines.

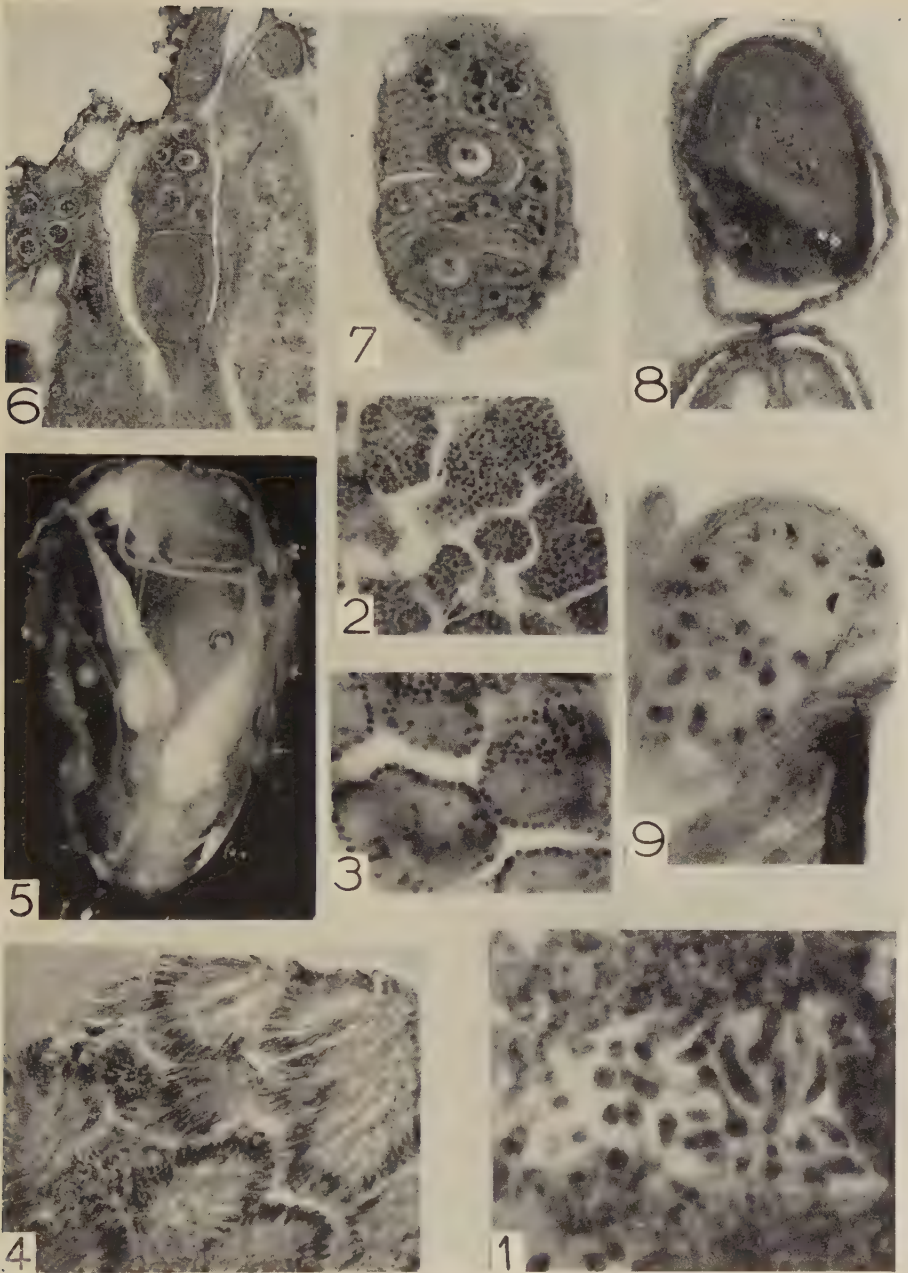


PLANCHE I. — SPERMATOGENÈSE : Fig. 1, divisions de maturation. Les deux divisions sont visibles sur la même préparation. Carmin acétique col. *in toto*. — Fig. 2, spermatides (nymphes). Bouin-hémalun. — Fig. 3, formation du flagelle. Sublimé-Feulgen, contraste de phase. — Fig. 4, spermatozoïdes (*idem*).

OVOGENÈSE : Fig. 5, dissection d'un abdomen d'ouvrière major prise dans un nid à gros œufs. — Fig. 6, femelle. Ovocyte presque mûr. Les cellules nourricières sont en dégénérescence. On aperçoit les derniers « noyaux accessoires ». Bouin-hématyline. — Fig. 7, ouvrière major, gros œufs. Phase d'accroissement de l'ovocyte entouré de cellules nourricières. Orth-hémalun. — Fig. 8, ouvrière major, petits œufs. Ovocyte avec « noyaux accessoires » périnucléaires et périphériques. Bouin-hémalun. — Fig. 9, ouvrière major, petits œufs. Début de différenciation.

Nous avons également prélevé, dans les abdomens d'ouvrières et de femelles, des ovocytes âgés, mais la probabilité est extrêmement faible, dans un nid de 2 000 ouvrières, par exemple, de trouver celles qui ont des œufs prêts à être pondus. La tâche est bien plus aisée avec les femelles essaimantes ; cependant, la plupart du temps, l'œuf est fécondé et ne donne, par conséquent, aucun renseignement sur le développement parthénogénétique.

Une seconde méthode consiste à procéder à l'étalement du cytoplasme ovulaire, à fixer rapidement par la chaleur et à colorer immédiatement par le carmin acétique ou lacmoïd acétique.

Ces examens *in vivo* ont été complétés par des coupes sur matériel fixé. Mais, là encore, les divisions de maturation sont très rares.

Les méthodes d'étalement présentent l'inconvénient suivant : parfois, dans les tout premiers stades, notamment au moment de l'émission des globules polaires, certains noyaux peuvent demeurer accolés au chorion. Le cytoplasme observé apparaît alors comme absolument vide. En outre, les relations topographiques entre les différents noyaux sont perturbées. Dans de nombreux cas, les images observées sont confuses. L'extrême petitesse des chromosomes, très souvent accolés les uns aux autres, même lors de l'observation *in vivo* au microscope à contraste de phase — bien qu'il n'y ait pas eu ici fixation défectueuse — augmente les difficultés d'interprétation. Nous avons, cependant, pu obtenir quelques résultats satisfaisants que nous avons représentés en partie par des schémas. Dans tous les cas, des mesures de noyaux ont été réalisées, qui nous ont permis d'opter pour la phase diploïde ou haploïde, malgré le dénombrement difficile des chromosomes.

Œuf pondu par la femelle fécondée. — L'étude de ces œufs est certainement la plus facile à réaliser : I. Les femelles essaimantes sont nombreuses ; capturées à la lumière et mises en élevage, elles pondent très rapidement, et l'on peut prélever les œufs aussitôt après la ponte sans perturber le dépôt de nouveaux œufs. II. Ces œufs mesurent environ $1\text{mm},2$. Il est inutile de disséquer la femelle pour prélever, dans les voies génitales, des ovules prêts à être pondus. En effet, les premières divisions ne surviennent que plusieurs heures après le dépôt de l'œuf.

L'ovocyte fraîchement pondu montre un noyau formé d'un certain nombre de granulations chromatiques, en général très massives et très rapprochées les unes des autres, ce qui augmente la difficulté de leur numération. Vingt à vingt-cinq granulations peuvent être comptées (fig. 34) par la même méthode que celle utilisée précédemment, mais portant sur un nombre de cellules bien moins grand, ce qui ne permet pas de faire des moyennes. La taille de ce noyau est de l'ordre de $5\ \mu$. Ce stade correspond au pachytène de la prophase de la première division de maturation. Dans les frottis étalés sur lame, on voit en général plusieurs spermatozoïdes, mais il ne s'agit certainement pas là de polyspermie, mais simplement de spermatozoïdes entraînés par l'œuf pendant sa descente dans le vagin.

Sur coupe on reconnaît non loin du micropyle le spermatozoïde ayant le rôle fécondant, comme une masse allongée dépourvue de flagelle (fig. 35).

Le noyau de l'ovocyte subit alors ses deux divisions de maturation. La figure 36 montre la métaphase de la première division. Le fuseau est bien visible sur le vivant. Elle aboutit à l'émission du premier globule polaire.



Fig. 30 à 40. — OVOGÈSE ET MATURATION DE L'ŒUF FÉCONDÉ DE FEMELLE : 30, 31, 32, 33 *a* et *b*, prophase et métaphase des divisions de la période de multiplication. Orth-hématoxyline ; 34, noyau de l'ovocyte peu après la ponte. Contraste de phase sur frottis ; 35, vue d'ensemble de l'œuf fécondé (d'après deux coupes du même œuf). Flemming-Feulgen ; 36, 37, 38, contraste de phase sur frottis : 36, première division de maturation ; 37 *a*, seconde division. A gauche, premier globule polaire ; 37 *b*, télophase de seconde division ; 38, les deux globules polaires dans leur position définitive sous le chorion. Carmin acétique ; 39, pronucleus femelle et pronucleus mâle ; 40, blastoderme de larve issue d'œuf fécondé de femelle.

La seconde division suit immédiatement. Elle n'affecte que le futur pronucleus femelle. Nous n'avons pas observé la division du premier globule polaire, contrairement à ce qui a été vu chez *Lasius niger* par HENKING et par SCHLEIP chez *Formica sanguinea* (fig. 37, *a* et *b*). Cette division aurait pu échapper à un examen par étalement sur lame, mais, sur quelques coupes colorées, nous avons pu noter la présence de deux globules polaires seulement, placés sous le chorion (fig. 38).

Le pronucleus femelle migre à l'intérieur du vitellus — tout en restant

vers la région micropylaire — et augmente sensiblement de volume ($7\ \mu$). Les chromosomes perdent alors leur colorabilité, et le noyau revient à l'état quiescent. Le pronucléus mâle demeure toujours fortement colorable et très massif, par conséquent bien visible au microscope à contraste de phase (fig. 39). La fusion des pronucléi n'a pas été observée avec certitude, et le nombre des chromosomes du pronucléus mâle n'a pu être établi. Mais, après les premières divisions de segmentation, les noyaux montrent un nombre de chromosomes plus élevé que celui du pronucléus femelle. Aux métaphases, on peut évaluer ce nombre à 20-25, ce qui montre bien que la diploïdie est rétablie. Dans les cellules en division des blastodermes issus d'œufs de femelles fécondées (fig. 40), on retrouve également ce nombre diploïde de chromosomes.

Œuf non fécondé pondu par une femelle ailée. — Il est beaucoup plus difficile de se procurer des œufs non fécondés de femelle. En effet, les femelles essaimantes sont en général fécondées, et les femelles récoltées dans les nids sont ou bien immatures et ne pondent pas quand on les met en élevage, ou bien ont participé à un bouturage de colonie et pondent abondamment, mais là encore très souvent elles ont été fécondées. Nous n'avons donc pu disposer que d'un nombre tout à fait restreint de tels œufs (20 environ), et certains étaient déjà embryonnés. Nous n'avons pas pu observer avec certitude les mitoses de maturation.

Le noyau de l'ovocyte ressemble tout à fait à celui de l'œuf fécondé et présente le stade pachytène. Sa taille est de l'ordre de $5\ \mu$ (fig. 41). Les divisions réductrices doivent se produire normalement, car, dans les stades plus âgés que nous avons pu observer, on constate : un nombre réduit de chromosomes participant aux premières divisions de segmentation (fig. 42, b) ; la taille de ces noyaux est d'ailleurs inférieure à celle des noyaux de l'ovocyte ; ceux que nous avons pu mesurer ne dépassaient pas $4\ \mu$; — la présence de deux globules polaires non encore dégénérés, alors que les premières divisions de segmentation ont déjà eu lieu (fig. 42, a).

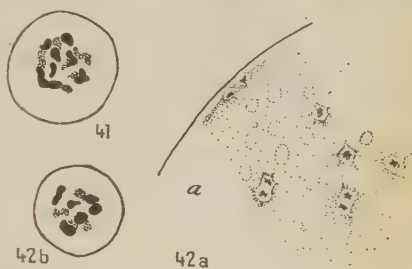


Fig. 41 et 42. — ŒUFS DE FEMELLE PARTHÉNOGÉNÉTIQUE : 41, noyau de l'ovocyte. Contraste de phase-frottis ; 42 a, très jeune stade de la segmentation. On voit les globules polaires et les premiers noyaux (trois coupes successives). Bouin-hémalum ; 42 b, un noyau de segmentation. Bouin-hémalum.

Œufs pondus par les ouvrières. — 1. *Les gros œufs.* — Ces œufs, qui existent quelquefois en grande quantité dans certains nids, nous ont fourni un abondant matériel représentant toutes les phases de l'embryologie des mâles d'*Ecophylles*. Les figures 43 à 48 représentent l'évolution de ces œufs.

Le noyau de l'œuf ressemble tout à fait à celui de l'œuf de femelle. Sur 10 comptages, nous avons pu obtenir une moyenne de 21,7 chromosomes que nous avons admis être le nombre diploïde ; sa taille est comprise entre 5 et 6 μ ; son évolution est comparable à celle de l'œuf de femelle et a pu être suivie avec assez de précision. Ce noyau subit deux divisions. Le dénombrement des chromosomes est délicat pendant le déroulement des divisions. On constate l'émission de deux globules polaires que l'on retrouve à la périphérie de l'œuf. Quant au pronucléus femelle, il montre, au début de sa première division, une dizaine de chromosomes, lesquels, dans la figure 47, forment des bâtonnets. Sa taille est voisine de 4 μ . C'est donc bien la phase haploïde. Les chromosomes se disposent alors en plaque équatoriale, et la segmentation de l'œuf commence avec un nombre haploïde de chromosomes. Ce résultat est tout à fait en accord avec la théorie classique. Ces œufs, en effet, donnent naissance à des mâles (voir ci-dessus). Y a-t-il, dans les divisions suivantes, rétablissement du nombre diploïde de chromosomes, au moins dans la lignée somatique ? Il semble qu'il n'en est rien. En effet, dans les blastodermes provenant du développement des gros œufs (fig. 49), la taille des noyaux prophasiques et le nombre des chromosomes (voisin de 12) montrent que, là encore, ce nombre est haploïde. Dans les prénymphes de mâles où les mitoses des cellules hypodermiques sont assez fréquentes (fig. 50), le nombre des chromosomes et encore le nombre haploïde. On peut donc admettre que le mâle provenant d'un œuf parthénogénétique est un organisme haploïde.

2. *Les petits œufs.* — Bien que fort nombreux dans les nids, les petits œufs d'ouvrières d'*Ecophylles* s'avèrent assez difficiles à étudier. En effet, les premiers stades sont extrêmement rares : sur 90 œufs à apparence homogène, pris dans un nid et examinés après étalement sur lame, 66 avaient déjà un blastoderme épaissi ; 18 montraient de nombreux noyaux à la périphérie ; 6 possédaient de 6 à 20 noyaux. Répétant ces observations à plusieurs reprises avec le même insuccès pour le tout début du développement, nous avons pensé que celui-ci s'amorçait avant la ponte. Mais, dans cette recherche, on rencontre encore de nombreuses difficultés. D'une part, il faut disséquer les ouvrières pour prélever les œufs ; d'autre part, il faut beaucoup de chance pour trouver précisément les œufs prêts à être pondus.

Les ovocytes contenus dans les voies génitales d'ouvrières sont nombreux. Ils mesurent environ 4 à 5/10 de millimètre. Après étude par écrasement ou par coupe, ils ne se montrent pas essentiellement différents des ovocytes destinés à devenir des gros œufs. Toutefois, dans de nombreux cas, on observe encore quelques noyaux accessoires répartis en divers endroits du vitellus (fig. 51). Ce fait n'est pas pour surprendre, puisque ces ovocytes n'ont pas encore accompli leur vitellogenèse. Le noyau de l'ovocyte est toujours peu colorable, difficile à repérer après écrasement. Dans quelques cas cependant, ce noyau nous a montré une chromatine assez ramassée rappelant le synapsis du début de l'ovogenèse. Mais aucune division n'a pu être mise en évidence. Nous avons mis à l'étude des œufs pris dans nos

élevages. La ponte se fait surtout de nuit. En prélevant tôt le matin un certain nombre d'œufs, on risque donc de rencontrer de très jeunes stades. Cette méthode est cependant délicate, car, pour avoir en élevage des pontes de petits œufs, il faut un nid assez peuplé (au moins 200 ouvrières)



Fig. 43 à 54. — MATURATION DE L'ŒUF D'OUVRIÈRE : *Gros œufs*. 43, noyau de l'ovocyte. Contraste de phase-frottis ; 44, première division du noyau. Contraste de phase-frottis ; 45, seconde division du noyau avec premier globule polaire. Frottis-carmin acétique ; 46, deux globules polaires sous le chorion. Flemming-Feulgen ; 47, noyau définitif. Contraste de phase-frottis ; 48, division du noyau. Contraste de phase-frottis ; 49, cellules du blastoderme provenant de la segmentation de gros œufs. Bouin-hémalum ; 50, anaphase dans l'hypoderme d'une pré-nymphe de mâle (deux vues successives). Bouin-hémalum. — *Petits œufs*. 51, ovocyte de 4/10 de millimètre dans les voies génitales d'une ouvrière major. Bouin-hémalum ; 52, noyau d'un ovocyte fraîchement pondu. Contraste de phase ; 53, premières mitoses ; 54, blastoderme provenant de la segmentation des petits œufs. Bouin-hémalum.

et ne pas déranger trop souvent les ouvrières, qui peuvent alors devenir oophages. Dans ces conditions, les pontes peuvent passer inaperçues, cachées dans la masse des petites ouvrières sédentaires, et l'on risque de prélever des œufs plus âgés qu'on ne le désirerait. C'est effectivement ce qui s'est souvent produit. Cependant, *une seule fois*, nous avons pu trouver un œuf présentant un seul noyau à chromosomes assez nets (fig. 52). D'après le volume de la chromatine du noyau, tout porte à croire que ce

noyau était diploïde et qu'on avait affaire à une plaque équatoriale (6 μ). Nous n'avons pas pu trouver les stades 2 et 4. Le stade le plus précoce observé est représenté à la figure 53. Il y avait deux télophases et une métaphase vue de profil. Les chromosomes n'étaient pas dénombrables, mais vraisemblablement en nombre diploïde, en raison de la masse chromatique. Les stades 8, à 10 ou 16 noyaux de segmentation sont plus fréquents. A ce moment, les noyaux n'ont pas encore migré dans le cytoplasme périphérique. Or, sur des coupes de tels œufs, nous n'avons jamais mis en évidence de *globules polaires*, alors que, dans les autres catégories d'œufs, l'observation de ces globules est relativement aisée. Ces faits incitent à penser que les premières divisions du noyau de l'ovocyte ne sont pas des divisions réductrices. D'ailleurs, dans les blastodermes issus du développement de petits œufs, les mitoses sont assez fréquentes et, dans les plaques équatoriales (fig. 54), le nombre de chromosomes est bien le nombre diploïde. Ce qui est certain, c'est que le développement embryonnaire est extrêmement précoce dans ces œufs relativement pauvres en vitellus. Les premières mitoses se produisent dès la ponte, sinon immédiatement avant.

De quels cas de parthénogenèse pouvons-nous rapprocher les faits signalés ci-dessus ?

L'hypothèse que nous avons formulée après la seule étude biologique du développement de ces petits œufs est que l'ovocyte de premier ordre se développait sans division de maturation (cf. DONCASTER, *Cycle des Cynipides hétérogoniques*). La non-observation de globules polaires parlerait en faveur de ce cycle entièrement diploïde. Cependant nous n'avons noté aucune différence dans l'évolution des ovogonies destinées à devenir des gros œufs et celles destinées à devenir des petits œufs. Les phénomènes synaptiques avant la phase de croissance semblent être identiques, ainsi d'ailleurs que les modalités de vitellogenèse.

Il est vraisemblable d'admettre une évolution identique pour tous les ovules des femelles et des ouvrières d'*Æcophylles*, et cela jusqu'à un stade précédant de peu la diacinèse ; mais, dans les petits œufs, il y aurait une déconjugaison des bivalents, et la première division donnerait naissance à deux noyaux participant à la formation du blastoderme. Cependant — et ceci nous éloigne de la conception de DONCASTER, au sujet des Cynipides — étant donné la grande difficulté d'observation des toutes premières divisions, il ne faut pas exclure la possibilité de formation d'un globule polaire *unique* qui serait passé inaperçu.

Quoi qu'il en soit, la structure diploïde des très jeunes blastodermes (fig. 54) indique bien qu'il n'y a pas réduction dans le nombre des chromosomes.

CYCLE CHROMOSOMIQUE

La comparaison de l'ovogenèse chez la femelle et chez l'ouvrière d'*Æcophylle* peut être interprétée de la façon suivante : la formation des œufs chez la femelle est du type classique chez les Aculéates, déjà mise en évidence par de nombreux auteurs. Les ovules formés sont tous de même type

subissant les divisions de maturation et donnant naissance, suivant qu'ils sont fécondés ou non, à des ouvrières ou à des mâles ; la formation des œufs chez l'ouvrière suit, au début, le même déroulement que chez la femelle ailée, mais la vitellogenèse est plus ou moins prolongée suivant les conditions de vie de l'ouvrière. Dans certaines conditions physiologiques, qu'il y aurait évidemment lieu de préciser, mais certainement liées aux quantité et qualité de nourriture et à l'activité, l'ouvrière est susceptible d'une ponte précoce d'ovocytes n'ayant pas encore atteint leur complet développement. Ces ovocytes immatures n'achèvent pas les divisions de maturation. Il y a déconjugaison et développement parthénogénétique diploïde (1). Il n'est pas impossible d'ailleurs qu'il y ait, parmi eux, un fort déchet, difficilement appréciable en raison de l'oophagie.

Dans d'autres conditions de vie, — rapport trophique (2) peu élevé, — il y aurait une véritable division de la reproduction parmi les ouvrières. Certaines sont traitées comme le sont les femelles dans les nids et manifestent une activité réduite. Les ovocytes pon-

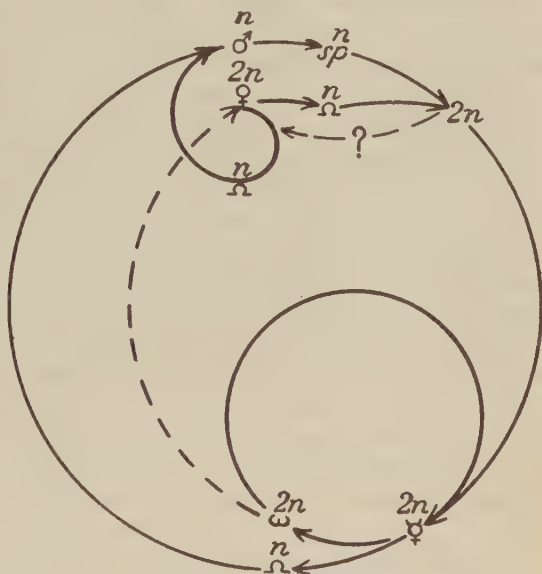


Fig. 55. — Cycle chromosomique.

duits atteignent alors la taille de ceux disposés par les femelles et terminent les divisions de maturation. Leur évolution future, en raison de la non-fécondation des ouvrières, est parthénogénétique et donne naissance à des mâles. Nous avons résumé le cycle chromosomique dans la figure 55.

(1) *Cas des femelles ailées.* — Dans l'étude biologique, nous avons mis en évidence l'apparition de femelles ailées provenant de ponte de petits œufs par les ouvrières. Au contraire, nous n'avons jamais observé, même dans de très bonnes conditions, l'apparition de ces femelles à partir d'œufs de femelles ailées. Nous avons alors repris l'hypothèse de MRAZEK, à savoir que, chez les Fourmis, il y aurait en fait deux générations de formes différentes : l'une ailée (femelle proprement dite), l'autre aptère (ouvrière), qui, bien que coexistant, seraient biologiquement successives. L'étude cytologique, qui a été faite, ne confirme pas ce point de vue. En effet, les petits œufs d'ouvrières, dont certains sont susceptibles de donner naissance à des femelles, sont diploïdes par absence de réduction chromosomique. Or, les œufs de femelles sont également diploïdes grâce à la fécondation. Donc, leurs potentialités sont théoriquement identiques. A nourriture équivalente donnée aux larves, on doit donc constater l'apparition des mêmes castes. La seule différence existant entre ces deux catégories réside dans l'introduction de chromatine mâle au moment de la fécondation. L'état actuel de nos recherches ne nous permet pas de prendre parti quant à son rôle, et nous admettons, jusqu'à nouvel ordre, que rien ne s'oppose à ce qu'un œuf fécondé de femelle soit susceptible de donner naissance à une autre femelle.

(2) Pour la définition du rapport trophique, voir LEDOUX, 1950, *op. cit.*

Si l'hypothèse précédente est exacte, on devrait trouver, au moins de façon exceptionnelle, des intermédiaires entre la grande et la petite taille d'œuf.

En fait, nous n'avons jamais observé régulièrement de tels œufs, ni dans la nature, ni dans les élevages. Cependant deux faits doivent être signalés ici : A quelques reprises, dans des élevages de femelles ayant essaimé, nous avons constaté le dépôt d'œufs beaucoup plus petits qu'à l'ordinaire (6 à 7/10 de millimètre). Ces œufs abandonnés par les femelles n'ont rien donné.

Une observation faite sur les œufs d'ouvrières est plus intéressante : Ayant voulu élever isolément des petits œufs d'ouvrières dans le but de provoquer l'apparition de larves femelles, nous en avons récolté une centaine et disposé le tout dans une atmosphère d'humidité assez élevée. Or, le lendemain, parmi tous ces petits œufs, nous en avons retrouvé trois de taille nettement plus grande (9 à 10/10 de millimètre). Ce grossissement des œufs, pendant la période embryonnaire, est bien connu chez divers Hyménoptères et chez les Termites. L'absorption d'eau pendant la nuit est évidemment responsable de cette croissance. Y a-t-il eu hydratation des réserves vitellines, phénomène qui se produirait, dans certains cas, dans les voies génitales des ouvrières peu de temps avant la ponte ?

Dans ces conditions, il faudrait admettre que c'est la teneur en eau de l'ovocyte qui jouerait, par sa faiblesse dans le cas des petits œufs, comme facteur inhibiteur des divisions de maturation ; ceci serait donc en accord avec l'hypothèse que seules les conditions physiologiques des ouvrières détermineraient la ponte des petits ou des gros œufs. Des expériences tendant à vérifier ces observations seront naturellement à reprendre plus tard.

Ces œufs ont évolué et ont donné de jeunes larves qui ne différaient des autres que par la taille un peu plus grande, ce qui est le cas pour les larves de mâles. Toutes les larves obtenues sont, d'ailleurs, mortes au premier ou au second stade en raison des difficultés considérables qu'il y a à élever des larves de Fourmis sans l'aide d'ouvrières. Aucune conclusion certaine ne peut être tirée de ces observations, mais il était intéressant de les signaler.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La ponte des ouvrières de *Formicoïdea* a été très souvent observée, mais, à notre connaissance, n'a jamais été étudiée à fond. Cette question a été abordée soit du point de vue biologique, soit du point de vue cytologique, mais jamais simultanément sous ces deux angles.

Sous l'angle biologique, trois thèses s'affrontent : a. de nombreux auteurs (FOREL, LUBBOCK, WASSMANN, MISS FIELDE, JANET, WHEELER, TANQUARY, VIEHMEYER) ont montré que, à partir d'œufs d'ouvrières, ne naissaient que des mâles. Nous avons vérifié nous-même cette affirmation chez *Odontomachus assiniensis*. Donc, ici, cas analogue à celui des œufs

déposés par les femelles parthénogénétiques (1). — *b.* REICHENBACH, Mrs. COMSTOCK, CRAWLEY, étudiant plus particulièrement *Lasius niger*, ont obtenu, au contraire, uniquement des ouvrières à partir d'œufs d'ouvrières. — *c.* Enfin TANNER signale, chez *Atta cephalotes*, la production de mâles, d'ouvrières et aussi de femelles à partir d'œufs d'ouvrières.

Des faits analogues ont été vus par BHATTACHARIA chez *Ecophylla smaragdina* et par nous-même chez *O. longinoda* ; la taille et la forme des œufs n'ont été précisées que dans les deux espèces du genre *Ecophylla*, et encore les résultats sont-ils contradictoires.

Sous l'angle cytologique, c'est la maturation de l'ovocyte qui a été envisagée, mais les différences de formes ont été aussi constatées. HENKING (*op. cit.*, p. 122) étudie l'œuf de la femelle de *Lasius niger*, fécondée ou non, et il dit : « Die Eier, welche ich erhielt waren von ungleicher Grösse. Ich fand kleinere ovale neben grösseren nierenförmigen. Einen Unterschied in der Entwicklungsfähigkeit und Entwicklungsart zwischen diesen beiden Formen habe ich nicht bemerken können. » Il admet, d'ailleurs, que l'œuf parthénogénétique ne peut se développer. SCHLEIP (*op. cit.*, p. 655) étudie l'œuf de la femelle et celui de l'ouvrière de *Formica sanguinea*, et il écrit : « Die Grösse der Eier (der parthenogenetischen Arbeiterinnen) schwankt beträchtlich, auch ihre äussere Form ist sehr verschieden. » Il ne signale pas de différences cytologiques entre tous ces œufs et note l'émission de globules polaires.

Nous ne pensons pas que son attention ait été particulièrement attirée par ces différences de formes, car il admet avec VIEHMEYER et v. BUTTEL-REEPEN — qui lui avaient fourni ces œufs — que tous les œufs parthénogénétiques se développent *en donnant des mâles*.

Notons que, s'il est exact que l'œuf d'ouvrière de *Formica sanguinea* se développe en mâle, l'émission des globules polaires est en accord avec ce que nous avons trouvé chez *Ecophylla*.

Il n'en demeure pas moins que ces études méritent d'être précisées.

En conclusion, nous proposons l'hypothèse suivante :

Les ouvrières de Fourmis dans beaucoup d'espèces pondent des œufs susceptibles d'un développement parthénogénétique.

Chez certaines espèces — sans doute les plus nombreuses — seuls les ovocytes bien développés sont déposés ; ils achèvent leur maturation et, étant haploïdes, donnent naissance à des mâles. Les ovocytes n'ayant pas atteint la taille normale, ou bien subissent une involution dans les voies génitales, ou bien sont pondus mais incapables de développement parthénogénétique.

Chez d'autres espèces, on observe une accélération dans l'ovogenèse des ouvrières, qui aboutit au dépôt d'ovocytes n'ayant pas terminé leur croissance, lesquels n'achèvent pas leur maturation, demeurent diploïdes

(1) Dans un travail récent (BRIAN, 1953), l'auteur signale que chez *Myrmica rubra* la ponte des ouvrières est un phénomène normal et que les larves qui arrivent à maturité donnent naissance à des mâles.

et se développent parthénogénétiquement en ouvrières (1), voire en femelles.

Enfin, dans quelques cas seulement, suivant les conditions physiologiques des ouvrières (*Atta*, *Ecophylla*), la ponte et le développement des deux catégories d'œufs seraient possibles.

BIBLIOGRAPHIE.

1927. ANKEL (W. E.). — Neuere Arbeiten zur Cytologie der natürlichen Parthenogenese der Tiere (*Zeit. Indukt. Abstamm. Vererb.*, **45**). — 1929. *Ibid.*, **52**.
1913. ARMBRUSTER (L.). Chromosomverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Archiv. f. Zellforschung*, **11**).
1928. ARTOM (C.). — La polyploidie dans ses corrélations morphologiques et biologiques (*Réunion plénière Soc. Biol.*).
1943. BHATTACHARYA (G. C.). — Reproduction and caste determination in aggressive red-ants *Ecophylla smaragdina* Fabr. (*Trans. Bose Res. Inst. Calcutta*, **15**).
1884. BLOCHMANN (F.). — Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarioleiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen (*Verh. d. Nat. Med. Ver. Heidelberg N. F.*, **3**). — 1886. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen (*Univ. Fest. Heidelberg*). — 1889. Ueber die Zahl der Richtungkörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern (*Morphol. Jahrb.*, **15**).
1953. BRIAN (M. V.). — Oviposition by workers of the Ant *Myrmica* (*Physiologia comparata et Oecologia*, n° 1, **3**).
1918. BUCHNER (P.). — Die accessorischen Kerne des Hymenoptereneies (*Arch. f. mikr. Anat.*, **91**).
1912. CRAWLEY (W. C.). — Parthenogenesis in worker ants with special references to two colonies of *Lasius Niger* (*Trans. Ent. Soc. London*).
1906. DONCASTER (L.). — On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the *Tenthredinidae* (*Quat. Journ. Micr. Sc.*, **49**). — 1907. Gametogenesis and fertilization in *Nematus Ribesii* (*Quat. Journ. Micr. Sc.*, **51**). — 1910. Gametogenesis of the gall-fly *Neuroterus lenticularis* (*Proc. Roy. Soc. London*, part L, **82**). — 1911. *Id.*, **83**. — 1916. *Id.*, **87**. — 1906. Spermatogenesis of the Hive-bee *Apis mellifica* (*Anat. Anz.*, **29**). — 1907. Correction, **31**.
1905. FIELDE (A. M.). — Observation on the progeny of virgin ants (*Nature study review*).
1921. FOREL (A.). — Le monde social des Fourmis (*Kundig*, Genève).
1905. GIGLIO-TOS (E.). — Della partenogenesi e della spermatogenesi dell'ape (*Anat. Anz.*, **26**).
1909. GRANATA (L.). — Le divisioni degli spermatociti di *Xylocopa violacea* (*Biol.*, **2**).
1914. HEGNER (R. W.). — Studies on the germ-cells I-II (*Journ. Morph.*, **25**). — 1914. Studies on the germ-cells III (*Anat. Anz.*). — 1914. The germ-cell cycle in animals, N. Y. — 1915. Studies on the germ-cells IV. Protoplasmic differentiation in the oocytes of certain *Hymenoptera* (*Journ. Morph.*, **26**).
1892. HENKING (H.). — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten III Specielles und Allgemeines (*Zeit. Wiss. Zool.*, **54**).
1920. HOGBEN (L.). — Studies on synapsis. I Oogenesis in the *Hymenopteræ* (*Proc. Roy. Soc. London*, Ser. B, **91**).
1909. JANET (C.). — Sur la parthénogenèse arrhénotoque de la Fourmi ouvrière (*Mém. Soc. Hist. Nat. Oise*).

(1) Des résultats, non encore définitifs, obtenus sur *Lasius flavus* et deux autres espèces à l'étude dans notre laboratoire, semblent confirmer ce point de vue.

1908. LAMS (H.). — Les divisions des spermatocytes chez la Fourmi *Camponotus herculeanus* (Arch. Zellforsch., Bd. I).
1950. LEDOUX (A.). — Recherches sur la biologie de la Fourmi fileuse *Æcophylla longinoda* Latr. (Ann. Sc. Nat., Zool., II, 12). — 1952. Recherches préliminaires sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. (Ann. Sc. Nat., Zool., II, 14).
1906. LOYEZ (M.). — Recherches sur le développement des œufs méroblastiques à vitellus abondant (Arch. Anat. Micr., 8). — 1909. Les noyaux de Blochmann et la formation du vitellus chez les Hyménoptères (C. R. Assoc. Anat. Marseille).
1888. LUBBOCK (Sir J.). — Ants, Bees and Wasps, London.
1906. MARK et COPELAND. — Some stages in the spermatogenesis of the Honey-bee (Proc. Amer. Acad., 42). — 1907. Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa* (Proc. Amer. Acad., 43).
1904. MEVES (F.). — Ueber Richtungskörperbildung in Hoden von Hymenopteren (Anat. Anz., 24). — 1907. Die Spermatocytenbildung bei der Honigbiene *Apis mellifica* nebst Bemerkungen über Chromatin Reduction (Arch. mikr. Anat., 52).
1908. MEVES et DUESBERG. — Die Spermatocytenentlungen bei der Hornisse *Vespa crabro* (Arch. mikr. Anat., 71).
1913. NACHTSHEIM (H.). — Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Arch. Zellforsch., 11).
1913. (EHNIGER (M.). — Ueber Kerngrossen bei Bienen (Verhandl. phys. Med. Gesell. Wurzburg N. F., 42).
1939. PARDI (L.). — Il significato dei cosiddetti « pseudonuclei » dei corpi grassi degli insetti (P. V. Soc. Tosc. Sc. Nat. Pise).
1901. PETRUNKEWITSCH (A.). — Die Richtungskörper und ihr Schicksal in befruchteten und unbefruchteten Bienenei (Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont., 14).
1902. REICHENBACH (H.). — Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nesten (Biol. Centralblatt, 22).
1908. SCHLEIP (W.). — Die Richtungskörperbildung im ei von *Formica sanguinea* (Zool. Jahrb. Abt. Ont., 26).
1892. TANNER. — *Æcodoma cephalotes* (Trinidad Field Naturalist's Club).
1913. TANQUARY (M. C.). — Biological and embryological studies on *Formicidæ* (Bull. III, State Lab. Nat. Hist., 9).
1923. TOEDTMANN (W.). — Die Spermatozoen von *Formica rufa* (Zool. Anz., 58).
1927. VANDEL (A.). — La cytologie de la parthénogenèse naturelle (Bull. Biol. Fr. Belg., 61). — 1931. La parthénogenèse (Encyclopédie scientifique, Doin, Paris).
1903. WHEELER (W. M.). — The origin of female and worker ants from the eggs of parthenogenetic workers (Science, N. Y.). — 1910. Ants, their stucture, development and behaviour, N. Y.

ORGANOGENÈSE DES NERFS ET DES TRACHÉES ALAIRES DU TERMITE *CALOTERMES FLAVICOLLIS* FAB.

par Gaston RICHARD

Laboratoire de Biologie animale, S. P. C. N., Paris.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le but de savoir comment s'édifient les systèmes nerveux et trachéen des ailes de *Calotermes*, au cours des mues successives, j'ai étudié sur des colorations *in toto* de tergites thoraciques les individus des divers stades du développement de *Calotermes flavicollis* Fab.

Les imagos de *Calotermes flavicollis* sont du huitième stade. A partir du cinquième stade larvaire, on voit apparaître des expansions latérales des tergites thoraciques, qui sont les fourreaux alaires. Au septième stade (stade pré-imaginal), ces fourreaux sont très allongés et placés latéralement contre le thorax. Lorsqu'on fait au laboratoire des élevages homogènes de nymphes du septième stade, certaines de ces nymphes, subissant des mues régressives, donnent naissance soit à de faux ouvriers (pseudergates de GRASSÉ et NOIROT), soit à des soldats blancs qui muent encore une fois avant de devenir des soldats du neuvième stade. Dans la nature, on rencontre parfois de tels individus dans les vieilles colonies.

Pour mettre les nerfs en évidence, j'ai utilisé la méthode des injections de bleu de méthylène (RICHARD, 1950). En injectant du bleu de méthylène de Gurr à 1 p. 100 dans le thorax, on colore très facilement les nerfs au bout d'une heure environ chez les stades âgés. Pour les stades jeunes, la coloration s'obtient plus aisément en utilisant le leuco-dérivé fourni par l'action du blanc de rongalite sur le bleu de méthylène. Dans les deux cas, la fixation a été obtenue en laissant les animaux injectés pendant douze heures à la glacière dans un bain de molybdate d'ammonium à 10 p. 100.

Les trachées ont été colorées par une variante de la méthode de WIGGLESWORTH (1950). Je maintiens les animaux sous vide pendant une heure, puis je les plonge dans une solution de naphtélate de cobalt dans le pétrole pendant une heure en maintenant toujours le vide au-dessus de la solution. Enfin, après lavage rapide au pétrole, je les plonge dans un barboteur à SH_2 pendant une heure. Ce traitement est suffisant pour colorer parfaitement les trachées des *Calotermes* de tous les stades de développement.

Les deux méthodes permettent des analyses topographiques faciles.

II. — RÉSULTATS

Je décrirai les trachées puis les nerfs mésothoraciques. Les trachées et les nerfs métathoraciques sont à très peu près semblables.

A. — Trachées de l'adulte.

Les Termites, et *Calotermes* en particulier, n'ont que deux stigmates thoraciques (pro- et mésothoraciques). Du stigmate prothoracique part,

vers l'arrière, une trachée qui donne deux branches (fig. 1) : une branche antérieure de la patte (*br. a.*), qui se dirige vers la face ventrale ; une branche dorso-latérale (*tr. d. l.*), qui se dirige vers le tergite thoracique (nomenclature de Comstock). Du stigmate mésothoracique part, vers l'avant, une trachée qui se divise en deux : une branche postérieure de la patte (*br. p.*) et une branche dorso-latérale (*tr. d. l.*). Les branches antérieure et postérieure de la patte se réunissent en formant une sorte de V et donnent la trachée de la patte (*tr. p.*). Les deux branches dorso-

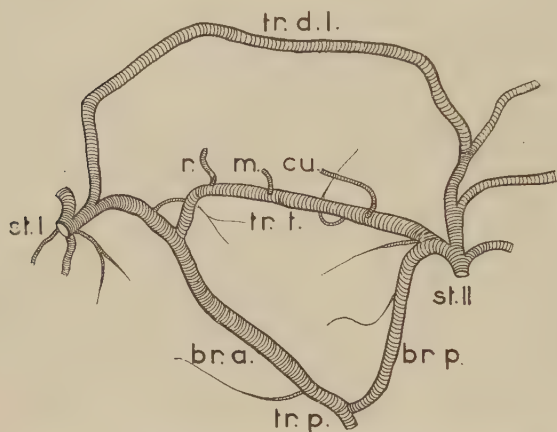


Fig. 1. — Les principales branches trachéennes du mésothorax : *br. a.*, branche antérieure de la patte ; *br. p.*, branche postérieure de la patte ; *cu.*, racine de la trachée alaire cubitale ; *m.*, racine de la trachée alaire médianale ; *r.*, racine commune des trachées radiale et sous-costale ; *st. I*, stigmate prothoracique ; *st. II*, stigmate mésothoracique ; *tr. d. l.*, trachée dorso-latérale ; *tr. p.*, trachée de la patte ; *tr. t.*, trachée transversale.

latérales se réunissent en une trachée dorso-latérale (*tr. d. l.*), qui donne des collatérales dans les muscles thoraciques. Entre les branches antérieure et postérieure de la patte, latéralement, se trouve une trachée transversale (*tr. t.*), continue, qui donnera naissance aux trachées alaires (*r.*, *m.*, *cu.*).

Les mêmes branches se retrouvent dans le mésothorax, mais entre le stigmate mésothoracique et le premier stigmate abdominal.

Ceci ressemble de très près aux connexions basales des trachées de la Blatte telles que les repré-

sente Comstock. En tout cas, les Termites font partie des Insectes pour lesquels la trachée transversale est continue. Même chez les premiers stades larvaires, cette trachée est déjà continue ; ceci rappelle ce que H. Beck a mis en évidence chez *Phyllodromia germanica*, mais je n'ai jamais observé de variations individuelles aussi amples que celles décrites par Beck.

Les trachées alaires naissent sur la trachée transversale par trois racines qui sont, de l'avant vers l'arrière : la racine radiale, la racine médianale et la racine cubitale. Chez l'imago de *Calotermes* (fig. 2), la première racine se bifurque peu après sa naissance en donnant une trachée sous-costale et une trachée radiale. Contrairement à ce qui est décrit pour les Blattes (Comstock, Beck), je n'ai jamais vu, sur *Calotermes*, d'origines différentes pour les trachées radiale et sous-costale sur la trachée transversale. La trachée sous-costale suit la nervure sous-costale de l'aile et donne quelques ramifications dans le champ costal ; la première de ces ramifications, plus forte, peut être considérée comme une trachée costale. Elle

ne dépasse que de très peu l'écaille alaire, portion persistante de l'aile des Termites. La trachée radiale se divise peu après son entrée dans l'aile en deux branches : l'une d'elles suit la nervure radiale ; l'autre suit la nervure radius sectoriale et se divise plusieurs fois dans cette nervure. La seconde racine trachéenne issue de la trachée transversale est la trachée médianale, qui suit la nervure médianale de l'aile ; elle se divise en deux trachéoles très loin dans la partie caduque de l'aile. La troisième racine prend naissance très loin en arrière et se recourbe vers l'avant suivant un trajet parallèle à la trachée transversale avant de pénétrer dans l'aile. A l'endroit de sa pénétration dans l'aile, elle se divise en deux branches : une trachée anale, très courte et limitée à une des nervures du champ anal réduit de l'aile ; l'autre branche, cubitale proprement dite, suit la nervure cubitale et donne naissance à de nombreuses ramifications tout le long du bord postérieur de l'aile.

La trachéation de l'aile du *Calotermes flavicollis* est plus condensée que celle de l'aile de *Termopsis angusticollis*, mais moins que celle de *Leucotermes flavipes* (COMSTOCK). En effet, le champ radial est plus réduit que celui de *Termopsis*, la trachée radius sectoriale correspondant à une fusion des trachées R 2, 3, 4, 5 de l'insecte primitif tel que le décrit COMSTOCK. De même, la trachée médianale est peu ramifiée. Ceci correspond au fait, souligné par COMSTOCK, de la simplification de plus en plus poussée de la trachéation au fur et à mesure qu'on s'élève dans la classification des Termites.

La seule divergence entre mes observations et celles des auteurs précédents est relative à l'origine de la trachée sous-costale. Aucune des figures de COMSTOCK relatives aux imagos des Isoptères ne montre les racines des trachées alaires sur la trachée transversale. Par contre, les représentations qu'il donne des trachées dans les fourreaux alaires de *Leucotermes* sont superposables aux miennes, avec seulement trois racines, mais, au stade qu'il a représenté, la trachée sous-costale n'est pas encore apparue.

D'après l'étude de BECK sur *Phyllodromia germanica*, il y a quatre racines de trachées alaires sur la trachée transversale, la plus antérieure étant la sous-costale.

J'ai pu m'assurer que, sur d'autres genres de Termites (*Reticulitermes*, *Anacanthotermes*, *Psammotermes*), la trachée sous-costale était également greffée sur la radiale.

B. — Nerfs de l'adulte.

Chez *Calotermes*, de la partie antéro-dorsale du ganglion mésothoracique part un gros nerf (postérieurement et dorsalement par rapport à la sortie du connectif pro-mésothoracique), qui suit un trajet sensiblement parallèle à celui du connectif. Du connectif se détache une petite branche intercalaire qui envoie une anastomose au gros nerf alaire et qui innerve, plus en avant, les muscles longitudinaux ventraux. L'en-

semble nerf alaire et fibres de l'intercalaire se recourbe à angle droit et monte dorsalement dans le thorax. Il s'en détache plusieurs rameaux musculaires, et le nerf se divise en deux : une branche se dirige vers la partie latérale du tergite thoracique ; l'autre se dirige vers la partie médio-latérale de ce même tergite. La moitié symétrique du thorax montre les mêmes trajets nerveux. La branche la plus centrale innerve la majeure partie de la surface du tergite. La branche latérale n'innerve que l'aile ; c'est le nerf alaire proprement dit.

Le nerf alaire passe dorsalement par rapport à la trachée transversale et se divise alors en plusieurs branches (fig. 2) : une branche sous-costale qui innerve les organes sensoriels de la tegula par une petite collatérale et qui se divise en une branche costale très courte et une sous-costale proprement dite, plusieurs fois ramifiée. Ces deux branches innervent tous les organes sensoriels du bord antérieur de l'écaille alaire. La seconde ramification du nerf alaire est la branche radiale (divisée dans l'aile en *radius* et *radius sector*), qui suit la trachée dans les nervures. La troisième est une branche médianale, peu ramifiée. La quatrième est la branche cubitale qui émet une branche anale avant de se ramifier dans le bord postérieur de l'aile.

La plus grande partie des organes sensoriels de l'aile sont localisés sur la portion persistante de cette aile (écaille). Comme chez plusieurs autres Insectes (ZACKWILICHOWSKY), le nerf sous-costal innerve les organes de la tégula (organes chordotonaux et soies sensorielles) ; le nerf radial innerve les pores situés à la base de l'aile sur sa face ventrale et tous les organes sensoriels situés sur la nervure radiale ; les autres nerfs innervent les soies qui sont disséminées sur l'aile. Dans la portion caduque de l'aile, les nerfs s'amenuisent et les organes sensoriels sont peu denses, même sur le bord d'attaque de l'aile.

Les nerfs alaires des Termites n'ont pas été décrits à ma connaissance. Par contre, ZACKWILICHOWSKY a fait une étude précise des nerfs alaires de *Phyllodromia germanica*. De la comparaison entre cette Blatte et *Calotermes*, on peut conclure à la réduction presque totale chez le Termite du nerf anal et à la séparation en trois branches dès l'origine du gros nerf radio-médio-cubital de la Blatte. La différence entre *Phyllodromia* et *Calotermes* est plus grande du point de vue nerveux que du point de vue trachéen, puisque, pour les trachées, mise à part l'origine différente de la sous-costale, on ne pouvait mettre en évidence qu'une réduction du champ anal en faveur du Termite.

C. — Évolution des trachées au cours de la vie de *Calotermes*.

Les trachées alaires n'existent pas chez les deux premiers stades larvaires, bien que la trachée transversale soit présente (fig. 3 à 10). Au troisième stade, on voit apparaître la racine radiale, et c'est au quatrième stade larvaire que les trois racines (radiale, médianale et cubitale)

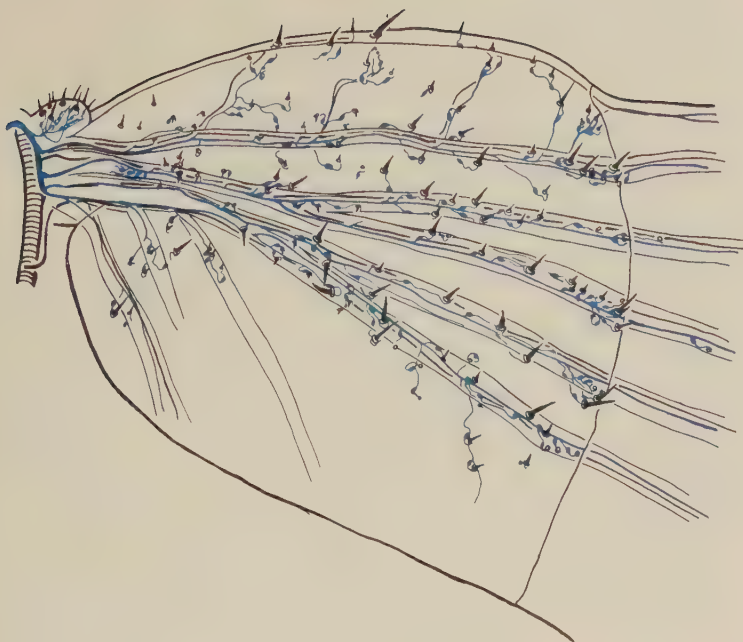


Fig. 2.

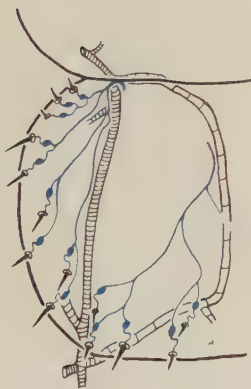


Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 2. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans l'écaille de l'aile mésothoracique. — $\times 125$.

Fig. 3. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique de la larve du deuxième stade de développement. — $\times 90$.

Fig. 4. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique de la larve du quatrième stade de développement. — $\times 90$.



Fig. 5.

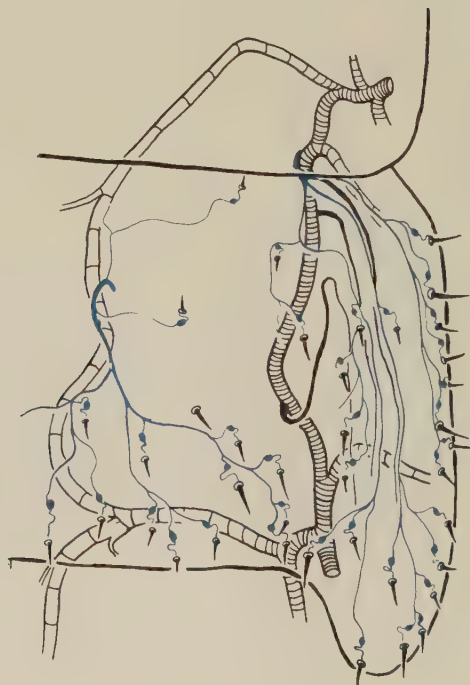


Fig. 6.

Fig. 5. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique de la larve du cinquième stade de développement. — $\times 90$.

Fig. 6. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique de la nymphe du sixième stade de développement. — $\times 90$.



Fig. 7.

Fig. 7. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique de la nymphe du septième stade de développement (nymphe jeune). — $\times 90$.

Fig. 8. — Les nerfs et les trachées dans le tergite mésothoracique de la nymphe âgée du septième stade de développement.



Fig. 8.



Fig. 9.

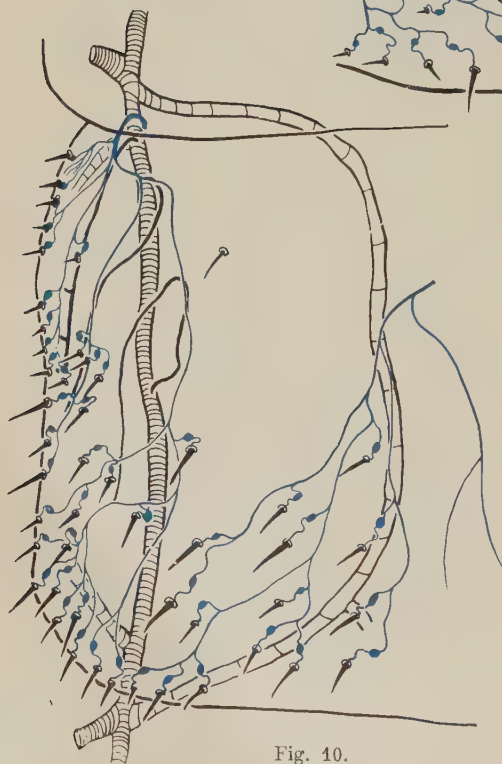


Fig. 10.

Fig. 9. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique d'un pseudergate du huitième stade de développement. — $\times 90$.

Fig. 10. — Les nerfs, les trachées et les organes sensoriels dans le tergite mésothoracique du soldat du neuvième stade de développement. — $\times 90$.

deviennent visibles. Aux cinquième puis sixième stades larvaires, ces trachées s'allongent et se dirigent vers la partie postéro-latérale du tergite thoracique. Au septième stade (stade nymphal pré-imaginal), les trachées se compliquent et prennent leur forme définitive. Au cours du développement qui caractérise ce stade, elles évoluent rapidement. La radiale émet une branche sous-costale et se divise en radiale et radius sectoriale. La médianale se bifurque loin dans le fourreau alaire ; la cubitale émet des ramifications et donne naissance à la trachée anale. Au fur et à mesure de l'accomplissement de l'organogenèse de l'aile dans le fourreau, les trachées s'allongent, puis se recourbent et se spiralisent.

Lorsque la mue imaginale se fait normalement, les ailes qui sortent des fourreaux alaires se déploient, et les trachées prennent leur place définitive dans l'aile.

Mais, si l'Insecte subit des mues régressives au lieu de la mue imaginale, les trachées se coupent, subissent des atrophies multiples. C'est ainsi qu'au huitième puis au neuvième stade on ne voit plus que trois moignons tronqués correspondant aux trois racines (fig. 9 et 10).

D. — Évolution des nerfs au cours de la vie du *Calotermes*.

L'évolution des nerfs alaires est un peu plus complexe que celle des trachées (fig. 3 à 10).

Dès le deuxième stade larvaire, on peut reconnaître à partir du nerf alaire quatre petites branches groupées par deux : une sous-costale et une radiale (cette dernière correspondant à la future branche *radius sector* 4 + 5 de Comstock) d'une part, une médianale et une cubitale d'autre part. Les deux premières sont très courtes et innervent quelques soies sensorielles de la région antérieure du tergite. Les deux autres, plus longues, se dirigent vers la région postéro-latérale, où elles innervent une vingtaine de soies sensorielles.

Au troisième stade, le nerf radial amorce un déplacement de son extrémité distale vers la région postérieure, mais les nerfs médianal et cubital ont encore une grande importance relative ; alors que les origines des nerfs radial et sous-costal s'éloignent, les nerfs médianal et cubital gardent une origine commune.

Au quatrième stade, le nerf radial se divise en deux branches et sa base suit la trachée radiale.

Au cinquième stade, l'extrémité du nerf radial atteint la région extrême, latéro-postérieure, du fourreau alaire qui commence à devenir visible. D'autre part, le nerf médiano-cubital donne naissance à la branche anale.

Au sixième stade, les nerfs s'allongent vers l'extrémité du fourreau, et le nerf cubital commence à émettre des ramifications.

Au septième stade, on voit apparaître sur le nerf sous-costal la petite branche qui innerve les organes de la tégula, en formation, et une branche

costale. Les racines du nerf médianal et du nerf cubital deviennent distinctes, et le nerf cubital se ramifie beaucoup.

Dans le cas où le Termite subit des mues régressives, les nerfs perdent de leur rigidité et les territoires sensoriels desservis se recourent. Au huitième stade, le nerf sous-costal diminue beaucoup d'importance ; le radial régresse vers la partie antérieure du tergite. Les racines du médianal et du cubital deviennent moins distinctes. Le nerf anal dessert un champ assez ample. Au neuvième stade, les nerfs sous-costal et radial ont repris la place qu'ils avaient dans le tergite au cinquième stade. Le nerf cubital émet encore des ramifications sans ordre ; l'anal a disparu.

III. — CONCLUSION

En somme, l'organogenèse des nerfs et celle des trachées dans les tergites thoraciques de *Calotermes* se font simultanément, mais les divisions des nerfs précèdent celles des trachées. Dans les cas de régressions, les trachées régressent plus vite que les nerfs.

Cette organogenèse met en relief le fait que tout le champ costal et le champ radial de l'aile proviennent de la région antéro-latérale du tergite thoracique, alors que la région postéro-latérale de ce même tergite donne le champ médianal et le champ cubital. En quelque sorte, la partie antérieure du tergite pivote autour de la partie postérieure et se distend pour former le fourreau alaire. Ceci est bien mis en évidence par le fait que les ramifications tergaux de la branche moyenne du nerf thoracique ne changent pas de place. De même quand il y a régression, c'est autour du même pivot que la région radiale et la région costale reprennent leur place.

Si l'on compare au point de vue des nerfs et des trachées *Calotermes flavicollis* à d'autres Blattoptéroïdes, *Phyllodromia germanica* en particulier, on constate qu'il existe des différences entre les nerfs et les trachées des deux espèces, mais que ces différences sont bien plus accusées entre les nerfs qu'entre les trachées. Ceci pourrait laisser penser que les nerfs sont les premiers organes à s'édifier dans l'aile et que ce sont eux qui jouent le rôle principal dans l'organogenèse des différents organes de l'aile. On peut penser que les nerfs servent de fils conducteurs pour l'édification des trachées et peut-être même des nervures de l'aile. Ceci ne fait que confirmer le rôle dynamogène des nerfs, déjà souvent mis en évidence.

Résumé.

On décrit les trachées, puis les nerfs thoraciques de l'imago de *Calotermes flavicollis*. Les trachées ont été colorées par la méthode de WIGGLESWORTH, les nerfs par la méthode de RICHARD.

On suit l'organogenèse des trachées et des nerfs au travers des stades du développement de *Calotermes* en mettant en évidence, d'une part, les phénomènes de construction, d'autre part les phénomènes de régression.

On compare l'anatomie de *Calotermes* à celle d'autres Blattoptéroïdes, *Phyllodromia germanica*, en particulier.

Vorwort.

Das Tracheen-System und die thorakalen Nerven des Imago von *Calotermes flavicollis* werden beschrieben. Die Tracheen wurden nach der Methode von WIGGLESWORTH und die Nerven mittels einer von RICHARD gefundenen Methode gefärbt.

Die Entwicklung des Tracheen—und Nerven—Systems durch alle Jugendstadien hindurch werden studiert unter besonderer Berücksichtigung der normalen Entwicklung im Vergleich mit Regressions-Erscheinungen.

Schliesslich wird die Anatomie von *Calotermes* mit derjenigen von anderen Blattopteroiden, im Besonderen von *Phyllodromia germanica* verglichen.

Summary.

The tracheal system and the nerves of the thorax of the imago of *Calotermes flavicollis* are described. The tracheas have been colored by the method of WIGGLESWORTH and the nerve system by the method of RICHARD.

The entire organo-genesis of the tracheas and nerves through all instars of the development of *Calotermes* has been followed. Special attention has been given to the construction of these systems as well as to their regression.

The anatomy of *Calotermes* is then compared to that of other Blattopteroids, in particular to that of *Phyllodromia germanica*.

TRAVAUX CITÉS.

1920. BECK (H.). — Die Entwicklung des Flügelgeäders bei *Phyllodromia germanica* L. (*Zoologische Jahrbücher Anat.*, **41**, 377-409).
1918. COMSTOCK (J. H.). — The wings of Insects, Ithaca, New York.
1946. GRASSÉ (P.-P.), NOIROT (Ch.). — Le polymorphisme social du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fab.) (*C. R. Acad. Sc.*, **223**, 929-934). — 1947. Le Polymorphisme social du *Calotermes*. Faux ouvriers et mues régressives (*C. R. Acad. Sc.*, **224**, 219-221).
1950. RICHARD (G.). — Le phototropisme des Termites en rapport avec leur anatomie sensorielle (*Ann. Sciences Nat., Zoo.*, **12**, 486-605).
1950. WIGGLEWORTH (V. B.). — A new method for injected Insect trachees and tracheoles (*Quart. J. Micr. Science*, **91**, 217-224).
1934. ZACWILISHOWSKI (J.). — Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Schabe *Phyllodromia germanica* L. (*Bull. Acad. Pol. Sciences et Lettres*, **11**, 89-103).
-

CORRESPONDANCE

A la suite de la lettre que nous avait adressée M. P. GRASSÉ relativement aux *Sources* de M. Martin LÜSCHER, nous avons reçu la lettre suivante :

Als Bewunderer der vielen schönen und wichtigen Termitenarbeiten von Herrn GRASSÉ erscheint mir sein Angriff auf meine wissenschaftliche Integrität in der ersten Nummer der Zeitschrift unserer Union besonders bedauerlich. Obschon ich mich seit Jahren bemühe, mit Herrn GRASSÉ eine Verständigung auf der Basis gegenseitigen Vertrauens herbeizuführen, sehe ich mich genötigt, zu seinem Angriff öffentlich Stellung zu nehmen.

1. Flache Glasnester für die Haltung von Termiten sind nicht meine Erfindung. In meiner Publikation von 1949 (1) steht wörtlich und mit Literaturangabe (2): „The method is based on Adamson's device.“ Die Nester, welche mir Herr LE MASNE im Laboratorium von Herrn GRASSÉ zeigte, waren nicht wesentlich verschieden von denjenigen, welche KALSHOVEN 1930 (3) beschrieben hat. Sie eigneten sich nicht für meine Versuche, weshalb ich die Methode von ADAMSON in etwas abgeänderter Form angewandt habe.

Wegen der mir früher vorgeworfenen Verwendung von Glaswatte, Sand und *Celtis*-Holz (natürliches Futterholz der Termiten *Kaloterme flavicollis*) in meinen Nestern ohne Erwähnung des Umstandes, dass Herr GRASSÉ diese Stoffe auch in seinen Zuchten verwendet, habe ich mich 1950 brieflich bei ihm entschuldigt und ihn um sein Einverständnis zur Publikation einer Richtigstellung in der gleichen Zeitschrift gebeten. Ich erhielt nie eine Antwort.

Die von Herrn GRASSÉ erwähnten Radfahrer-Hosenklammern wurden von mir nicht verwendet.

2. Der „Gitterversuch“ wurde von mir zuerst 1948 im Laboratorium von Herrn GRASSÉ in Paris durchgeführt. Ich war dazu durch die Gitterversuche von HESS bei Bienen (4) inspiriert worden. Herr GRASSÉ, der sich damals in Afrika befand, wurde von mir über die Ergebnisse orientiert. Da ich von Herrn GRASSÉ nicht an das internationale Kolloquium von 1950 (5) zugelassen wurde, und da er mir gegenüber seine eigenen, ähnlichen

(1) *Acta Trop.*, **6**, 161 (1949).

(2) A. M. ADAMSON, *Ecology*, **22**, 411 (1941).

(3) L. G. E. KALSHOVEN, *De Biologie van de Djatitermiet (Kaloterme tectonæ Damm.)* in Verband met zijn Bestriding, H. Veeneman & Zonen, Wageningen, 1930. Man beachte hier besonders die Abbildungen 9 und 46.

(4) G. HESS, Beihefte Schweiz. (*Bienenzeit.*, Heft 2, 1942).

(5) *Structure et Physiologie des Sociétés animales*, Paris, 1950, veröffentlicht 1952 (Beachte Diskussionsbeitrag von Herrn Grassé, S. 116).

Versuche nie erwähnt hat, waren mir diese nicht bekannt, als ich am internationalen Entomologenkongress 1951 über die Ergebnisse meiner Gitterversuche berichtete.

3. Mein Artikel in *Scientific American* (6) ist den Anforderungen dieser populär-wissenschaftlichen Zeitschrift angepasst. Literaturhinweise sollen in dieser Zeitschrift möglichst auf die dem amerikanischen Publikum zugänglichen und verständlichen Arbeiten beschränkt werden. Wenn aber Herr GRASSÉ behauptet, LIGHT habe sich damit begnügt, interessante Hypothesen aufzustellen, so trifft dies nicht zu. LIGHT hat mit seinen Mitarbeitern in umfangreichen Experimenten mindestens ebenso eindeutig die genetisch bedingte Kastenbildung für Termiten widerlegt wie andere Autoren nach ihm (7).

Es kann keine Rede davon sein, dass ich mich als Autor des Begriffs der Pseudo-Arbeiter oder Pseudergaten ausbebe, wenn ich schreibe: „We call them (the arrested nymphs) pseudo-workers.“ In einer 1952 erschienenen Arbeit (8) schreibe ich von den ausgewachsenen Larven: „Sie sind wohl den Pseudergaten (Pseudo-Arbeitern) von GRASSÉ und NOIROT (1947) gleichzusetzen.“

Durch den Artikel von Herrn GRASSÉ sehe ich mich zur Publikation dieser Richtigstellung in unserer Zeitschrift gezwungen. Ich bedaure dies sehr, da mir wohl bewusst ist, dass Polemiken in einer wissenschaftlichen Zeitschrift im allgemeinen mit Recht unerwünscht sind. Ich werde deshalb in Zukunft unter keinen Umständen diese Diskussion fortsetzen und werde eventuelle weitere Angriffe nicht mehr beantworten.

Martin LÜSCHER.

Nous avons communiqué la lettre de M. LÜSCHER à M. GRASSÉ, qui nous a répondu :

« Je maintiens les termes de ma lettre, sans en changer un iota et considère l'incident clos. »

LA RÉDACTION.

(6) *Scientific American*, mai 1953.

(7) S. F. LIGHT, O. HARTMAN & O. H. EMERSON, Suppl. *Anat. Rec.* 1937, S. 122. — S. F. LIGHT, The Determination of the Castes of Social Insects [*Quart. Rev. Biol.*, **17**, 312 (1942); **18**, 46 (1943)].

(8) *Biol. Zbl.*, **71**, 529, 1952, Siehe S. 533.

II

NOUVELLES DE L'UNION

LA VIE DES SECTIONS

INAUGURATION AND FIRST MEETING OF JAPANESE SECTION IN KYÔTO, Nov. 2. 1953.

On 1.-3. Nov. 1953 the 24. General Meeting of the Zoological Society of Japan was held at Kyôto University, Kyôto. On this occasion, Prof. Iwata took trouble of holding a meeting of Japanese specialists on the social insects and social phenomena in insects. The meeting was held on 2. Nov. 1953 at the Rakuyû-Hall, Kyôto University, with the attendance of the following 24 persons. IDANI (Z.), IMANISHI (K.), ISHIKAWA (R.), IWAO (S.), IWATA (K.), KAWAI (M.), KAWAMURA (T.), KIRIYA (K.), KÔNO (T.), KUWABARA (M.), MARUYAMA (K.), MORISHITA (M.), MORIMOTO (R.), OHGUSHI (R.), SAKAGAMI (Sh. F.), TAKAMATSU (Y.), TOKUDA (K.), TSUNEKI (K.), UCHIDA (T.), UÉNO (S.), UTIDA (S.), YOSHIKAWA (K.), and only in afternoon: SIBUYA (K.), UMESAO (T.).

Morning : The business meeting (at 11.00).

Prof. IWATA reported on the circumstance of his personal connection with French Section after the War and presented a request of Dr. Deleurance for the foundation of Japanese Section. Dr. IMANISHI pointed out the importance of such a society.

Next, Prof. UCHIDA reported his connection with the executive committee of the Union in Copenhagen and Paris during his journey through Europe as one of the Japanese representatives for the Intern. Congr. Zoology 1953 held in Copenhagen. Furthermore some informations were given by him upon the activities of Laboratoire d'Evolution in Paris and Zoologisches Institut in München.

Thereafter, by the proposition of Dr. IMANISHI, the participation in the Union was unanimously settled and the majority of attendances became members of the Japanese Section as founding members. Some discussions were taken concerning with the scope of investigation, organization of Japanese Section, work groups and boundary fields with other sections of biology. Prof. UCHIDA was nominated as the President of the Japanese

Section by Prof. IWATA and this proposal was supported unanimously. Furthermore, the following items of business were decided.

1. Provisional setting of the Secretariat of Japanese Section in Zoological Institute, Faculty of Science; Hokkaido University, Sapporo Japan (Secretary: Sh. F. SAKAGAMI).

2. Preparation of a list of members belonging to the Japanese Section and tables of their scientific works, and sending of them as quick as possible to the Central Bureau of the Union.

Afternoon: Original lectures (at 14.00).

After the dinner with self-recommendation, two original lectures were made from 14.00 as follows:

TSUNEKI (K.).—**The primitive social relationship found in the subsocial wasp, *Bembix niponica* Smith.**

By using glass tubes and cells, the behaviour of *Bembix niponica* were investigated in detail. According to the study it was clarified that the wasp actually recognized and cared for her larva. Generally speaking, the maternal care of the young by the wasp when disturbed was similar to that observed in ants. But the mode of feeding was much more primitive, only an intact prey was transported from time to time to the side of the larva from the provision piled up at the entrance of the brood-cell. Such habits, however, were not always observed in every individual. It seems particularly important that the so-called trophallactic relationship could not be observed between the mother and the young, though more than one-hundred marked wasps were carefully investigated. As regards the general habits of the wasps of the genus in general, much false knowledges seem to be prevail. Some of the topics were interpreted and discussed.

MORIMOTO (R.).—**On the social life of the paper-wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez.**

In *Polistes chinensis antennalis*, the number of cells constructed by the founding mother alone is ca. 30-40. From eggs of about the same number deposited, only 5-10 workers can emerge by the efforts taken by the mother alone. The development of the rest completes by the labor of their older sisters. The larvae are fed until 3. instar with liquid-substance alone and from 4. instar solid nutriment are added. The life-history of a worker begins with a juvenile stage of 1-2 days, then she engages first mainly in the home duties and thereafter also in the foraging. The Pardi's correlation between frequency of oviposition and dominance-order has been confirmed. But this seems to be caused by the inhibition of ovipositing act through a sensory-stimulative process rather than that through a nutritional one. Contrary to Pardi's results, there exists no clear correlation between unidirectional nutritional advantage and dominance-order as far as the author's observations are concerned.

COMPTE RENDU DE LA RÉUNION DU 27 JANVIER 1954 DE LA SECTION FRANÇAISE

La réunion du 27 janvier 1954 s'est tenue au Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail.

Étaient présents : M. GRASSÉ, président ; M^{lles} CARASSO, CLÉMENT, PAIN, QUÉNU ; MM. CHAUVIN, DELEURANCE, LAVIE, LECOMTE, LE MASNE, NOIROT, REMAUDIÈRE, RICHARD, VAYSSIÈRE.

Excusés : MM. MOREAUX, RABAUD.

M. GRASSÉ ouvre la séance en faisant un compte rendu de l'activité du bureau depuis la dernière réunion. Il rappelle l'histoire des discussions qui ont permis de mettre au point le nouveau bulletin, et il présente le premier numéro de la revue *Insectes sociaux*, qui vient juste de sortir de l'imprimerie. Ce numéro doit être mis en distribution par la librairie MASSON quelques jours plus tard. M. GRASSÉ explique les projets du Comité Directeur au sujet de ce bulletin et demande à chacun de le faire vivre en s'abonnant et en fournissant des mémoires intéressants.

M. RICHARD présente les cartes de membre de l'Union, qui vont également être mises en distribution par les soins du secrétariat à tous ceux qui ont payé leur cotisation. Le secrétaire informe la section française de l'état d'avancement de la préparation de l'assemblée générale de 1954. La section française remercie la section allemande d'avoir pris l'initiative d'inviter les membres de l'Union à Würzburg, et elle souhaite que cette réunion marque une nouvelle étape dans le développement de l'U. I. E. I. S.

M^{lle} CLÉMENT informe la section française de l'état des finances de l'Union et fait un appel pour que les retardataires envoient immédiatement leurs cotisations.

M^{lle} CLÉMENT fait ensuite un exposé sur ses observations concernant la biologie des Termites sahariens ; on pourra en lire un résumé ci-dessous.

Après l'exposé de M^{lle} CLÉMENT, tous les présents sont invités à un vin d'honneur pour fêter la naissance du nouveau bulletin *Insectes sociaux*.

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
D' « ANACANTHOTERMES OCHRACEUS » BURM.**

par G. CLÉMENT.

Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés, Paris

Au cours de divers séjours à Béni-Abbès, j'ai pu étudier sur place la biologie de quelques Termites sahariens. Des élevages poursuivis tant à Béni-Abbès qu'à Paris m'ont permis d'approfondir cette étude. L'objet de la présente note sera de rapporter mes premières observations sur la biologie générale d'*Anacanthotermes ochraceus* Burm.

I. LE MILIEU. — Ce Termite est très abondant dans les jardins et les maisons de toute l'Afrique saharienne. On le trouve dans des terrains très variés. Les briques crues (ou *toub*), faites d'un mélange de sable et d'argile, sont ses lieux de prédilection, mais on le rencontre aussi bien dans l'argile compacte alluvionnaire que dans le limon très fortement salé déposé par l'oued (facies d'évaporation ou *sebkra*). Le sable, trop meuble, lui convient beaucoup moins bien. Certes il est abondant dans le sable mêlé d'argile des vieux jardins, mais c'est plutôt un terrain de récolte qu'un lieu de séjour, la termitière proprement dite se trouvant soit dans les murs de *toub*, soit dans des régions où la couche d'argile est plus épaisse. Par contre, *Anacanthotermes ochraceus* est absent des jardins neufs, situés en bordure des petites dunes, et constitués uniquement par du sable. A l'inverse de *Psammotermes hybostoma*, on ne le rencontre jamais dans l'erg.

II. LA TERMITIÈRE. — Une termitière d'*Anacanthotermes ochraceus* ne forme pas un ensemble bien défini, mais elle est constituée par des chambres creusées à des niveaux différents et reliées par des galeries plus ou moins longues. Nous avons été amenés à considérer deux parties dans ces constructions : 1^o des constructions permanentes comprenant des chambres et des galeries maçonnées qui constituent l'*endoécie* ; 2^o des constructions extérieures et des galeries liées à la récolte, qui constituent la *périécie*.

1^o **L'endoécie.** — C'est dans cette partie de la termitière que nous avons trouvé les plus jeunes stades ainsi que les Insectes sur le point de muer et particulièrement les nymphes du dernier stade effectuant leur mue imaginale. Rien ne signale extérieurement l'*endoécie* ; seule la nature argileuse du terrain permet de soupçonner son existence ; mais souvent le terrain est en pente douce exposée au sud ou à l'ouest.

Les chambres de l'*endoécie* sont de forme irrégulière ; elles peuvent atteindre 15 à 20 centimètres de diamètre, mais elles sont toujours très plates (2 à 3 centimètres au centre ; un demi-centimètre sur les bords). La densité des chambres paraît réglée par le jeu complexe de deux facteurs : la profondeur et la nature du terrain. Les chambres sont toujours très nombreuses jusqu'à 30 centimètres de la surface du sol environ, et elles sont alors reliées par des galeries extrêmement courtes ; lorsqu'on s'enfonce dans le sol, les chambres deviennent plus rares et les galeries de communication s'allongent ; enfin je n'en ai jamais trouvé à plus de 1^m,50 de profondeur.

Dans l'argile, les chambres sont très proches les unes des autres, alors que, dans le sable, elles sont très éloignées. De plus, dans le sol argileux, les chambres semblent creusées à même le matériau et très peu maçonnées, alors que, dans le sable, elles sont nettement maçonnées avec apport d'argile.

Le jeu complexe des deux facteurs profondeur et nature du sol peut être mis facilement en évidence dans le cas où des couches minces de sable et d'argile alternent ; pour des profondeurs inférieures à 50 centimètres, on observe des variations considérables de la densité des chambres lorsqu'on passe d'une couche à l'autre.

La destinée des chambres est fonction de leur position par rapport à la surface du sol. On a donné le nom de *greniers* aux chambres supérieures (jusqu'à 15 centimètres environ), qui sont remplies de petits morceaux de végétaux. Les *greniers* atteignent leur maximum de développement au début de l'hiver ; ils sont alors tellement remplis qu'on a peine à en extraire le contenu. Pour une colonie populeuse, cette zone peut atteindre de très grandes dimensions : c'est ainsi que j'ai trouvé un groupe de *greniers* appartenant à une grosse colonie qui occupait un volume de 4 m. × 1 m. × 80 cm. Dans certains cas, on peut trouver des *greniers* à 40 et même à 70 centimètres de profondeur, mais ils ne sont jamais groupés. Les débris végétaux contenus dans les *greniers* ont au maximum 0^{cm},5 de long. Ils sont constitués soit par de petits morceaux de feuilles de palmier (*djerid*), soit par de la bourre de palmier (*lif*), soit par des fétus de paille, d'orge ou d'avoine. En tout cas, il y a toujours très peu de bois parmi ces débris.

Les chambres inférieures de l'*endoécie* ne renferment que peu d'animaux et, souvent, en automne, je les ai trouvées vides. C'est dans les chambres situées entre les *greniers* et les chambres inférieures qu'on rencontre les jeunes stades et les Termites sur le point de muer.

L'*endoécie* peut couvrir une très grande surface ; pendant la saison froide, les Termites s'y cantonnent ; mais au printemps, dès que la température s'élève, les Insectes s'éloignent du centre de la termitière, partent à la recherche de la nourriture et gagnent la *périécie*.

2° **La périécie.** — Si rien ne signale extérieurement l'*endoécie*, la *périécie* est rendue visible par les constructions extérieures et par les traces.

a. Les constructions extérieures. — Nous avons appelé *constructions extérieures* les carapaces de terre dont les *Anacanthotermes* entourent les gros fragments végétaux qu'ils attaquent. Elles forment de gros placards sur les troncs de palmier, les paquets de *djerid* posés au sol ou les poutres des maisons ; mais elles sont plus caractéristiques au pied des haies de *djerid* des jardins, où elles forment, autour des tiges, des manchons de 30 centimètres de hauteur. Ces constructions sont faites d'un assemblage sommaire de grosses boulettes de terre, ce qui leur donne un aspect très différent des galeries et des chambres et ce qui les rend extrêmement friables.

b. Les traces. — Ce sont de petits cônes de sable de 1 centimètre de hauteur, constitués par un empilement de boulettes non cimentées ; ce sont les déblais de la galerie par laquelle les Termites accèdent aux lieux de récolte. Après avoir supprimé avec précautions le cône de sable, on trouve parfois une petite galerie grossièrement construite où s'entassent cinq ou six ouvriers. Cette galerie n'est jamais très longue (la plus longue que j'aie trouvée ne dépassait pas 10 centimètres), et elle se termine brusquement. Il est impossible de suivre le chemin qui conduit à la termitière, surtout en terrain meuble, car le reste de la galerie n'est pas maçonné.

III. L'ÉVOLUTION DE LA TERMITIÈRE AU COURS DE L'ANNÉE. — Au début du printemps, la *périécie* est extrêmement réduite : les premières constructions et les premières traces apparaissent au voisinage de la termitière. Pendant la saison chaude, alors que l'activité des Termites tendra vers son maximum, la *périécie* va prendre un très grand développement. A la fin de l'automne, on rencontre les traces, par centaines, sur les aires de battage où les débris d'orge et d'avoine sont nombreux. Tous les fragments végétaux importants posés à terre sont entourés d'une carapace sous laquelle de nombreux ouvriers travaillent. Il arrive alors fréquemment qu'ils construisent quelques chambres sous le chantier d'exploitation, mais elles ne sont pas reliées à la termitière par une galerie maçonnée. A cette époque, l'activité des *Anacanthotermes* est telle que j'ai pu observer par deux fois, en plein jour, des récoltes en terrain découvert.

L'hiver venu, toute cette activité cesse et on ne trouve plus de Termites en dehors de l'*endoécie*. Je me suis efforcée, par des fouilles et des mesures systématiques, de savoir si les Termites se cantonnent alors dans une zone déterminée de l'*endoécie*, et si on peut observer un arrêt de l'activité en rapport avec la diminution de la température extérieure.

C'est en janvier qu'on enregistre les températures nocturnes les plus basses, mais, à cette époque, il fait déjà chaud, dans la journée, au soleil. C'est ainsi qu'un de mes relevés donne, pour la température extérieure, pendant la semaine du 17 au 24 janvier 1954, une variation quotidienne entre les températures $+1^{\circ}$ C. et $+18^{\circ}$ C. Pour la même période, mes enregistrements en profondeur m'ont donné les résultats suivants : — à 15 centimètres de la surface du sol, variation quotidienne entre $+8^{\circ}$

et $+16^{\circ}$ C. ; — à 30 centimètres de la surface du sol, variation quotidienne entre $+11^{\circ}$ et $+15^{\circ}$ C. ; — à 50 centimètres de la surface du sol, la température est à peu près stable et ne varie qu'entre $+12^{\circ}$ et $+13^{\circ}$ C.

J'ai observé au laboratoire le comportement des animaux en fonction de la variation de température. L'activité des *Anacanthotermes ochraceus* subsiste à des températures assez basses, ce qui est exceptionnel chez les Termites. C'est ainsi que les Insectes de mes élevages conservés en boîtes de Pétri au laboratoire, de novembre à janvier, sont toujours restés actifs, bien que la température s'abaisse régulièrement pendant cette période de $+17^{\circ}$ à $+10^{\circ}$ C. ; à $+10^{\circ}$ C., les Termites étaient très lents, restaient de longs moments immobiles, mais manifestaient pourtant une certaine activité : ils attaquaient les morceaux de *djerid*, ils remontaient la terre à la surface du sol, et les échanges alimentaires entre individus subsistaient. Ce qui m'a paru, d'autre part, significatif du comportement d'*Anacanthotermes ochraceus*, c'est la facilité avec laquelle ces Termites récupèrent une activité intense : il suffit de placer pendant quelques instants à 18° les élevages maintenus pendant plusieurs semaines à 10° pour que les Insectes redeviennent agités, rapides et pour que l'activité de construction reprenne de façon intensive (signalons que des *Amitermes*, placés dans les mêmes conditions, ne commencent à manifester un début d'activité qu'au bout de plusieurs heures).

Cette somme d'observations et d'expériences permet de mieux comprendre ce que j'ai observé sur le terrain, où les *Anacanthotermes* ne paraissent pas subir de diapause hivernale. J'ai déjà signalé qu'en hiver les *Anacanthotermes ochraceus* se cantonnent dans l'endoécie. Mais, contrairement à *Psammotermes hybostoma*, autre Terme saharien, les *Anacanthotermes* ne descendent pas dans les chambres profondes de la termitière. En janvier, j'ai trouvé de nombreux animaux (aussi bien ailés que jeunes stades) dans des chambres situées à 3 centimètres de la surface du sol. Ces chambres, qui sont bourrées de débris végétaux (*greniers*) en automne, sont vides, pour la plupart, à la fin de l'hiver, et ce sont elles que les Termites occupent peu à peu. On peut penser que les Termites subissent des variations nycthémérales de température assez considérables pendant l'hiver, puisqu'ils restent à une faible distance de la surface du sol, mais le réchauffement diurne dû à l'ensoleillement est suffisant pour leur rendre l'activité nécessaire à la consommation des réserves de leurs *greniers*.

IV. CONCLUSION. — En somme, les quelques observations que je viens de rapporter confirment le fait que la biologie des *Anacanthotermes ochraceus* montre bien des traits particuliers. Termites sahariens, leur comportement semble bien plus lié à la température qu'à la recherche de l'eau. Ceci tient peut-être au fait que la nappe phréatique n'est jamais très profonde dans la palmeraie de Béni-Abbès. En tout cas, les variations de la température déterminent leur activité : activité réduite, mais sans

diapause pendant les basses températures hivernales ; activité intense dans un très grand rayon d'action pendant les fortes températures estivales. Mes expériences encore en cours au Laboratoire d'Évolution permettent de penser, d'ailleurs, que l'action de la température est plus marquée sur le cycle de développement de l'*Anacanthotermes* et en particulier sur le rythme de ponte que sur l'activité des ouvriers ou des larves âgées. Beaucoup de problèmes restent à résoudre qui s'éclaireront par des comparaisons avec la biologie d'autres Termites de Béni-Abbès et par des comparaisons avec la biologie d'*Anacanthotermes ochraceus* dans d'autres biotopes.

TRAVAUX PUBLIÉS PAR DES MEMBRES DE L'UNION

Cette rubrique fait suite à celle du Bulletin de la Section française. Nous vous invitons à transmettre au secrétariat de l'Union (G. RICHARD, 105, boulevard Raspail, Paris, VI^e) des analyses de vos travaux déjà publiés et de vos nouveaux travaux dès leur publication. Ces analyses seront reproduites ici même dès que possible.

1949. BEUTLER (R.), OPFINGER (E.), WAHL (O.). — **Pollenernährung und Nosemabefall der Honigbiene** (Z. vgl. Physiol., **32**, 383-421).

Die Verf. untersuchen die Zusammenhänge zwischen Pollenernährung und Nosemabefall, vor allem in Hinblick auf die Lebensdauer gesunder und nosemakranker Bienen. Neben Versuchen mit ganzen Völkern kamen hauptsächlich gekäfigte Bienen zur Untersuchung. Methodisch wurde dabei so verfahren: Jeweils 10 Bienen kamen in Holzkästchen in den Thermostaten bei 32° C. Ihre Ernährung erhielten sie durch eine graduierte Glaspipette, aus der sie jederzeit saugen konnten. Als Hauptnahrung bekamen sie stets Zuckerwasser; die Kontrolltiere blieben bis zu ihrem Tode ausschliesslich bei dieser Kost. Die Versuchsbienen erhielten zusätzliche Pollenkost und zwar entweder als Aufschwemmung, wobei das Zuckerwasser als Transportmittel diente, oder in fester Form. Im letzteren Fall wurde Pollen als Pollenzuckerteig, Pollenhörschen, oder als Bienenbrot d. i. ein Stück Pollenwabe im Naturzustand, verfüttert.

Beliebig herausgegriffene Winterstockbienen unbekannten Alters zeigten keinen Unterschied in der Lebensdauer, gleichviel, ob sie mit Zuckerwasser allein oder mit Pollenbeikost gefüttert worden. Dasselbe ergab sich für einige Serien von Sommerstockbienen. Dagegen lebten frisch geschlüpfte Jungbienen deutlich länger bei zusätzlicher Pollennahrung.

Bei Zuckerwasserkost betrug ihre mittlere Lebensdauer 22,5 Tage, bei Zuckerwasser + Pollen (Bienenbrot in Wabe) dagegen 35,0 Tage. Diese lebensverlängernde Wirkung des Pollen zeigte sich aber nur in den ersten 10 Lebenstagen. Später hatte zusätzliche Pollenernährung bei Jungbienen keine lebensverlängernde Wirkung mehr. Maximal lebensverlängernd wirkte Pollenbeikost, wenn Jungbienen damit in den ersten 6 Lebenstagen gefüttert wurden. Genau dieselben Ergebnisse wurden bei künstlich mit Nosema infizierten Jungbienen erhalten. Nosemakranke Bienen hatten aber immer eine im Ganzen gesehen kürzere Lebensdauer als gesunde Bienen: bei Zuckerwasserkost 19,4 Tage, bei Zuckerwasser + Pollen 26,5 Tage.

Gänzlicher Pollenmangel wirkte sich auf die Lebensdauer frisch geschlüpfter Bienen ungünstiger aus, als eine Nosemainfektion. Bei nosemakranken (künstlich infizierten) Bienen fanden sich bei der Untersuchung nach dem Tode weitaus dann die meisten Nosemasporen im Darm, wenn Pollen in Form von Bienenbrot an sie verfüttert worden war. Die Verfasser schliessen daraus, dass der Blütenstaub zwar einerseits unerlässlich als ist Biennährmittel, andererseits aber auch die Ausbreitung einer vorhandenen Nosemainfektion begünstigt. Vielleicht wird der Parasit selbst in seiner Entwicklung durch die Bestandteile des Blütenstaubes gefördert.

Trockenmilch und Hefe als Pollenersatzmittel hatten auf die Lebensdauer gesunder und kranker Bienen keinerlei fördernden Einfluss. Bei Sojamehl waren die Ergebnisse nicht eindeutig.

Bienenvölker, die mit wenig Pollenvorräten in den Winter gehen, können bei guter Pollentracht im Frühjahr eine auftretende Nosemainfektion genau so gut überwinden, wie Völker, die mit reichlichen Vorräten an Blütenstaub in den Winter gegangen sind. Dagegen gesundenosemakranke eingekäfigte Bienenvölker trotz Pollenfütterung und Flugmöglichkeit nicht. Sie verhielten sich ähnlich wie die nosemakranken Einzelbienen in den Kästchen.

Ref. : v. Stein.

1950. BEUTLER (R.). — **Zeit und Raum in Leben der Sammelbiene** (*Naturwiss.*, **37**, 102-105).

Für ihre beträchtlichen Flugleistungen gewinnt die Sammelbiene ihre Energie ausschliesslich auf Kosten von Zucker. Sie speichert ihn zunächst im Honigmagen, von wo er durch den Ventiltrichter in den Mitteldarm übertritt. Im Bienenblut ist Zucker in hohem Prozentsatz enthalten. Enthält das Blut keinen Zucker mehr, so erlischt die Flugfähigkeit und ihr Leben. Die Flüge zur Trachtquelle werden nie mit leerer Honigblase angetreten. Durch drei Versuchsjahre hindurch fand Beutler, dass die Sammelbienen, je weiter sie fliegen, umso mehr Zucker im Honigmagen und Darm mitnehmen. Im Ganzen gelten ca. 3 km als maximale Leistung unter natürlichen Verhältnissen. Eine Trachtquelle in dieser oder grösserer Entfernung vom Stock ruft aber bereits viel weniger alarmierte Bienen auf den Plan, wie ein Futterplatz in 500-1000 m Abstand. Dies ist auch dann der Fall, wenn die am entfernten Futterplatz gebotene Zuckerkonzentration eine hohe ist. Ein starkes Volk fliegt nicht weiter aus, als ein schwaches. Weit entfernte Trachtquellen kosten für die Sammelbienen einen Mehraufwand an Zeit und damit Trachtmenge; die Trachtmenge wird ausserdem vielleicht etwas geschmälert durch den Mehrverbrauch an Zucker für die nötige Muskelleistung beim Hin und Herflug. Der Verbrauch der Flugbiene an Zucker ist nach Beutler etwa 2,6 mg pro Flugviertelstunde.

Wie die Biene es bewerkstelligt, je nach der Entfernung ihres Flugzieles den Vorrat an Zucker einzuschätzen, den sie für diese Muskelleistung mitnehmen muss, ist ungeklärt. Vielleicht bekommt sie neben der Mitteilung über Richtung und Entfernung zur Trachtquelle auch hierfür einen besonderen Auftrag.

Ref. : v. Stein.

1950. BEUTLER (R.). — **„Sprache“ und Arbeitsleistung der Bienen** (*Umschau*, **50**, H. 2, S. 48).

Die Schwänzeltänze der Bienen und ihre Rundtänze, die nach v. Frischs Untersuchungen die Entfernung und Richtung zur Trachtquelle angeben, regeln den Zustrom der alarmierten Bienen zu den Futterplätzen. Für allzu trachtarme Plätze wird nicht mehr durch Tänze geworben, wodurch Zeit- und Energieverluste vermieden werden. Wird ein Futterplatz in etwa 10 m Umkreis vom Bienenstock von den Bienen entdeckt, so wird zwar durch Tänze alarmiert, die jedoch keine bestimmte Richtung angeben: In solch geringer Entfernung vom Stock sind Zeit und Energieverluste nicht zu befürchten und es ist ausgeschlossen, dass die alarmierten Bienen die Trachtquelle nicht finden.

Die Arbeitsleistung, besonders die Flugleistungen der Bienen sind beträchtlich. Als Energiequelle hierfür wurde von der Verf. der Zucker festgestellt. Mit leerer Honigblase fliegt die Biene im Versuch nur etwa eine Viertelstunde, um dann zu ermüden und schliesslich zu sterben. Mit gefülltem Honigmagen dagegen ist die Biene praktisch unermüdbar. Eine mit Zuckerlösung gefüllte Blase befähigt sie etwa drei Stunden zu fliegen. In dieser Zeit könnte sie etwa 60 km bewältigen, doch werden solche Leistungen in der Natur durch verschiedene Faktoren gehemmt und liegen auch biologisch nicht im Interesse des Bienenvolkes. Wenn Bienen in unmittelbarer Nähe des Stockes sammeln, so kommen sie etwa alle drei Minuten mit einer Last nach-

hause, also etwa 20 mal in der Stunde. Ist der Futterplatz aber 2-3 km vom Stock entfernt, dann erscheinen die Bienen im Mittel nur etwa alle 19 Minuten, also 3 mal in der Stunde. Auch müssen die Bienen für grössere Entfernungen mehr Zucker im Honigmagen mitnehmen. So liegt es auf der Hand, dass die Rentabilität eines Futterplatzes proportional mit der Entfernung abnimmt. Ein Futterplatz in 2-3 km Abstand vom Stock wurde nur noch von wenigen Bienen erreicht.

Ref. : v. Stein.

1951. GEIGY (R.), ERNST (E.). — **Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungerversuch** (*Rev. suisse Zool.*, **58**, 414-420).

Mit steigender Luftfeuchtigkeit wird die Lebensdauer hungernder *Kalotermes flavicollis* stufenweise gesteigert. Bei *Reticulitermes lucifugus* und bei *Nasutitermes* wird diese Verlängerung erst bei 70 % rel. LF und höher deutlich. *Kalotermes* zeigt gegenüber Trockenheit die grössere Resistenz als die beiden andern Arten. Dies scheint mit der Feuchtigkeit der natürlichen Aufenthaltsorte in Beziehung zu stehen. Werden Arbeiter und Soldaten von *Nasutitermes* gruppenweise untersucht, so zeigt sich bei den ersteren eine viel grössere Verlängerung der Lebensdauer als bei Einzelindividuen.

(Vgl. Referate in *Biological Abstracts*, **26**, nr. 5140, 1952 ; *Ber. wiss. Biol.*, **78**, 167, 1952.)

1952. ERNST (E.). — **Vom „Liebesspaziergang“ der Termiten** (*Leben und Umwelt*, **8**, 257-259).

Populäre Beschreibung von Beobachtungen beim Schwärmen und Tandemverhalten von *Kalotermes flavicollis* in Südfrankreich.

1926. HASE (A.). — **Ueber die Nester der Wachsmottenraupen und der Aphomiaräupen. Zur Kenntnis wirtschaftlich wichtiger Tierformen 7** (*Arb. a. d. Biologischen Reichsanst. f. Land-u. Forstwirtschaft*, **14**, 4, 555-565, 5 Abb., Berlin). — 1926. **Ueber Wärmeentwicklung in Kolonien von Wachsmottenraupen** (*Die Naturwissenschaften*, **14**, 45, S. 995-997, 2 Abb., Berlin). — 1935. **Ueber den „Verkehr“ am Wespennest, nach Beobachtungen an einer tropischen Art** (*Die Naturwissenschaften*, **23**, 46, S. 781-783, 3 Abb., Berlin). — 1936. **Ueber das Leben der staatenbildenden Wespe *Polybia atra* Sauss. Ein Beitrag zur Kenntnis der Tierwelt Venezuelas** (*Sitzungsberichte d. Gesellschaft naturforschender Freunde*, Berlin, **14**, 1-51, 18 Abb.). — 1939. **Ueber den Pinienprozessionsspinner und über die Gefährlichkeit seiner Raupenhaare** (*Thaumetopæa pityocampa* Schiff.) (*Anzeiger für Schädlingkunde*, **15**, 12, 133-142, 11 Abb., Berlin). — 1941. **Beobachtungen über die Vergesellschaftung von Prozessionsspinnerräupen** (*Arbeiten über morphologische u. taxonomische Entomologie aus Berlin-Dahlem*, **8**, 1, 1-14, 1 Abb., Berlin). — 1941. **Beobachtungen an Kolonien von Wachsmotten** (*Zeitschrift für angewandte Entomologie*, **28**, 2-3, 477-487, 3 Abb., Berlin). — 1950. **Eine merkwürdige Ameisenfalle** (*Natur und Volk*, **80**, 11-12, 350-351, Frankfurt-Main).

1933. VON RHEIN (W.). — **Ueber die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate** (*Arch. f. Entwickl.-Mech.*, **129**, 4, 601-665).

Bei der Aufzucht von Maden im Brutschrank konnten folgende Feststellungen gemacht werden:

Die Brutammen des Bienenstockes erzeugen drei in der Qualität verschiedene Futtersaftarten:

1. Den Arbeiterfuttersaft.
2. Den Königinjungmaden-Futtersaft.
3. Den Königinaltmaden-Futtersaft.

Der Arbeiterfuttersaft und der Königinjungmaden-Futtersaft verhindern, wenn

sie den Maden über die Jugendperiode hinaus gereicht werden, die Metamorphose, der letztgenannte hemmt in diesem Falle ausserdem das Wachstum.

Junge, bipotente Arbeitermaden, mit Königin^{al}maden-Futtersaft aufgezogen, entwickeln sich niemals zu Königinnen, sondern zu normalen Arbeiterinnen oder zu Imagines mit vergrösserten Ovarien (bis zu ca 130 Eiröhren), bisweilen auch mit entfalteten Samenblasen.

Die Determination der Königinmade im Bienenstock setzt ein, sobald sie das Gewicht von 20 mg überschreitet; sie ist im wesentlichen beendet, wenn die Made ein Gewicht von etwa 150 mg (ca 2/3 ihres Endgewichtes) erreicht hat.

In welcher Weise die Determination erfolgt, konnte nicht ergründet werden.

Es besteht keine feste Beziehung zwischen der Grösse der Imagines und ihrem Organisationsbilde. Vorzeitig verpuppte Königinmaden können Königinnen ergeben, welche kleiner sind als Arbeiterinnen. Mit Mischfutter gemästete Arbeitermaden können sich zu Riesenarbeiterinnen entwickeln, welche entfaltete Samenblasen und bisweilen auch stark vergrösserte Ovarien (bis 119 Eiröhren) besitzen.

1951. VON RHEIN (W.). — **Ueber die Ernährung der Drohnenmaden** (*Zeitschrift für Bienenforschung*, 1, 4, 63-66).

Durch Brutschrankaufzucht von Drohnenmaden mit Arbeiterfutter (Futtersaft und Mischfutter) konnte der Nachweis geführt werden, dass die Nahrung der Drohnenmade von der der Arbeitermade nicht wesentlich abweicht. Die Metamorphose verlief ungestört. Die entstehenden Drohnenpuppen erreichten z. T. ein abnorm hohes Gewicht (Max.: 358 mg).

1951. VON RHEIN (W.). — **Ueber die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate und ihre Beziehung zum Metamorphoseproblem** (*Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Wilhelmshaven*, S. 99-101).

Es konnte nachgewiesen werden, dass die Determination der Maden zur Königin in zwei Stufen erfolgt. In der ersten, der Jugendperiode, werden sie prädeterminiert; es erfolgt noch keine Potenzeinschränkung. In der zweiten, welche bei einem Madengewicht von etwa 20 mg beginnt, findet die Determination statt. Die Misserfolge bei den ersten Determinationsversuchen waren darauf zurückzuführen, dass die Notwendigkeit der Prädetermination nicht erkannt worden war.

Wie Versuche ergaben, darf vermutet werden, dass der prädeterminierende Wirkstoff mit dem Schilddrüsenhormon, dem *Thyroxin*, identisch ist; denn dieses erwies sich in einer Menge von 1 γ /g als geeignet, dem Arbeiterfuttersaft, der Jugendnahrung der Arbeitermade, die prädeterminierenden Eigenschaften des Königinjungmaden-Futtersaftes zu verleihen.

Bei Determinierungsversuchen mit Vitaminen, vor allem mit Biotin und Pantothensäure, stellte es sich heraus, dass die Pantothensäure wahrscheinlich zu den determinierenden Faktoren gehört; denn es gingen aus prädeterminierten Maden, welche mit Arbeiterfuttersaft + Pantothensäure (ca 160 γ /g) gefüttert wurden, Imagines mit fast königinmässig grossen Ovarien (136-146 Eiröhren) hervor.

Es wurde die Vermutung geäussert, dass das prädeterminierende Hormon identisch ist mit dem Jugendhormon der *Corpora allata*, dass die Inkrete der Brutammen in den Futtersäften zutage treten in Mengen, welche den instinktiven Wünschen der Bienen hinsichtlich der phänotypischen Gestaltung der weiblichen Bienenformen entsprechen.

1952. BERNARD (F.). — **La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XI. Hyménoptères Formicidæ** (*Mémoire de l'I. F. A. N.*, n° 19, p. 165-270, 15 fig.).

Les Monts Nimba, à la limite de la Guinée et de la Côte d'Ivoire, sont une réserve très riche en animaux de forêt vierge primaire et de ravins. LAMOTTE et VILLIERS y ont

recueilli 193 espèces de Fourmis, dont 53 nouvelles et 2 genres inédits (*Lepidopone* et *Nimbamyrma*). A cette occasion, l'auteur fait un exposé général sur la richesse en Fourmis des divers secteurs de l'Afrique, dont la plupart possèdent plus de 30 p. 100 de formes autochtones, endémiques. Le plus original de ces domaines est le secteur équatorial ou subéquatorial de l'Ouest (Congo, Cameroun, Guinée, etc.), possédant 575 espèces dont 328 endémiques. Une esquisse écologique est donnée : elle sera complétée plus tard, grâce aux récentes récoltes quantitatives de LAMOTTE et ROY.

1953. BERNARD (E.). — **Les Fourmis du Tassili des Ajjer (Sahara central)** (*Institut de Recherches sahariennes de l'Université d'Alger, Mission scientifique au Tassili des Ajjer*, 1949, p. 123-250, 15 fig., 4 pl.).

Les plateaux gréseux du Tassili n'Ajjer, entre 650 et 1 800 mètres, sont fort probablement la zone la plus humide et la plus riche en eaux permanentes de tout le Sahara. A ce titre, la région sert de refuge à des espèces méditerranéennes relictues, encore plus remarquables que celles du Hoggar. Six espèces et huit races inédites sont décrites, dont l'une : *Acantholepis Ajjer*, absente au Hoggar, est l'Insecte dominant sur les pentes arides rocailleuses. Des analyses écologiques et biogéographiques, accompagnées de diagrammes, montrent la biocénose originale de ce massif peu connu, dont la plupart des types communs en haute montagne étaient encore ignorés en 1944.

1953. BIER (K.). — **Vergleichende Untersuchungen zur Fertilität der Ameisenarbeiterinnen** (*Zool. Anz.*, **150**, 282-288).

Die Eiablage von 9 Camponotinen—und 7 Myrmicinen—Arten wird quantitativ erfaßt und die unterschiedliche Fertilitätsquote der Arbeiterinnen der verschiedenen Arten auf den Kastendimorphismus zurückgeführt, wobei die relative Größe des Arbeiterinnenovars im Verhältnis zur Königin entscheidend ist, nicht aber die absolute Ovariolenzahl. Das Malpighigefäßsystem ist bei den Camponotinen—♀ korrelativ zur Ovariolenzahl ausgebildet, bei den Myrmicinen in beiden Kasten weitgehend konstant. Die Myrmicinen—♀ haben ein höhere Eiablage als die Camponotinen—♀. Bei Arten mit geringer Fertilitätsquote ist die Eiablage in weisellosen Gruppen vom Vorhandensein überdurchschnittlich großer Arbeiterinnen abhängig (*Lasius*, *Camponotus*), während bei Arten mit starker Eiablagetendenz die Masse der ♀ zur Eiablage befähigt ist (*Formica rufa pratensis*, *Formica gagates*, *Myrmica* und *Leptothorax*).

1953. BIER (K.). — **Beziehungen zwischen Nährzellkerngröße und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufopratensis minor*** Gößwald (*Verh. Zool. Ges. Freiburg Zool. Anz. Suppl.*, **17**, 369-374).

Das Ovar von *Formica rufa rufopratensis minor* Gößw. zeigt einen Saisondimorphismus. Bis zur Ablage der ersten Gelege im Frühjahr besitzen die Oocyten große Polplasmen, danach den Sommer hindurch nur kleine. Verursacht wird diese Erscheinung durch eine intensivere RNS-Synthese der Nährzellkerne, die im Winter mehr DNS besitzen, größere Nukleolen und einen intensiver basophilen Saum von Kernmembrannukleotiden zeigen als im Sommer. Die Bedeutung der verschiedenen großen Polplasmen bei Ueberwindung der postmeiotischen Entwicklungssperre im haploidparthenogenetischen Ei wird erörtert.

1953. BRIAN (M. V.). — **Brood-rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica*** (*Physiol. Zool.*, **26**, p. 355-366).

Groups of workers of different sizes were given fixed numbers of either eggs or larvæ, and progress was recorded periodically. The relation between group output and group size was proportional when workers were few, and constant when they were numerous under a variety of circumstances, and when several different indices of production were used. With moderate numbers of workers, even where the brood of

proportionality. This inefficient condition could be produced in small worker groups by reducing the numbers of brood supplied, and was therefore concerned with the ratio of workers to brood. From these results it followed that an optimal number of workers for a given number of brood could be calculated. When this was done, the value (expressed as a ratio) was found to be very similar to the average ratio workers/larvæ in colonies collected from the field in winter.

1953. BRIAN (M. V.). — **Oviposition by workers of the ant *Myrmica* (*Physiologia Comparata et Æcologia*, 3, p. 25-36).**

Probably all workers of *Myrmica rubra* L. oviposit for the greater part of their life. At 25° C., workers from nests collected in winter begin after 10-20 days. When larvæ are absent egg-production rises to a peak in the fifth week and then gradually falls. Workers oviposit in the presence of queens and of larvæ, but in such cases many of the eggs are fed to the larvæ: not until the larva/worker ratio falls to 0.3 do worker-laid eggs accumulate. Most of the worker-laid eggs are non-viable, but the small proportion that hatch yield males. Egg production is depressed by lack of sugar or protein.

1953. BRIAN (A. D.). — **Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius (*J. Anim. Ecol.*, 21, p. 223-240).**

The behaviour of individual workers was studied in observation nests of *B. agrorum*. Both large and small workers foraged and undertook house duties but the large workers began to forage about 5 days after emergence, the small ones only after about 15 days. By manipulation of colonies it was found that neither absence of foraging bees nor absence of nectar caused the small house bees to begin foraging. Longevity of workers was very variable, on the average 29 % of the bees died every 5 days. The maximum age recorded was 69 days. The larger foragers collected pollen and nectar, the smaller foragers generally nectar only. Average time for a foraging trip was 16 minutes. 67 out of 120 pollen loads examined were mixtures of two to six plant species. In the very few cases observed where bee attacked bee the attacker was always a house bee, the attacked a forager.

1953. GÖßWALD (K.), BIER (K.). — **Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica* (*Naturwiss.*, 40, 38-39).**

Die nach dem Erwachen aus der Winterruhe zuerst abgelegten, sog. „Wintereier“ von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw., entwickeln sich in großen weisellosen Arbeitergruppen von *Formica rufa pratensis* Retz. in durchschnittlich 25 Tagen zu Geschlechtstieren (27° C.). In Arbeiterinnengruppen mit weniger als 25 ♀ entstehen jedoch aus denselben Eiern ♂. Ueberträgt man in kleinen ♀-Gruppen geschlüpfte Larven nach 72^h in große ♀-Gruppen, so entwickeln sich dort nur ♀. Brut aus großen ♀-Gruppen wird jedoch in kleinen ♀-Gruppen nicht großgezogen. Daraus ergibt sich, daß die aus dem (befruchteten) Winterei geschlüpfte Larven im Hinblick auf die weiblichen Kasten zunächst noch omnipotent sind, jedoch innerhalb 72^h endgültig determiniert werden.

1953. GÖßWALD (K.), BIER (K.). — **1. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* Retz (*Zool. Anz.*, 151, 126-134).**

Die Aufzucht von „Wintereiern“ von *Formica rufa rufo-pratensis minor* wird als Test für die im Jahreszyklus wechselnde trophogene Tendenz der *Formica rufa pratensis* —♀ verwendet. Aus konstantem Eimaterial werden in weisellosen Gruppen (mit mehr als 100 ♀) im zeitigen Frühjahr Geschlechtstiere, danach ♀ und im Hochsommer Geschlechtstiere und Arbeiterinnen gezogen. Die verschiedenen Kasten müssen demnach hier trophogen bedingt sein. Ein Vergleich von *F. r. rufo-pratensis minor* —♀ mit denen von *F. r. pratensis* zeigt, daß letztere über stärkere trophogene Potenzen

verfügen. Die *pratensis*- \varnothing ziehen im Formicar auch neben ihrer Königin unmittelbar nach dem Erwachen aus der Winterruhe Geschlechtstiere auf, was bei *minor*- \varnothing niemals der Fall war.

1953. HALL (D. W.), SMITH (I. C.). — **Atypical forms of the wingless worker and the winged female in *Monomorium pharaonis* L. (Hymenoptera Formicidæ) (Evolution, 7, p. 127-135).**

Various types of atypical individuals which have appeared in artificially reared colonies of *Monomorium pharaonis* (L.) over a period of five years are described.

A possible course of the evolution of the worker ant is indicated by two complementary lines of evidence, the first concerned with head structures, and the second with thoracic structures, relating to forms intermediate between female and worker. In considering intermediate forms the application of cephalic and thoracic ratios has been of value. The observations made are discussed in relation to similar series found in other ants and already presented by other investigators.

The wing structures of the series of intermediate forms described indicates the possible stages by which aptery has evolved.

Caste determination in ants is discussed.

In *M. pharaonis* (L.) there is a nutritional difference between larvae destined to be workers and those destined to be sexuals. This is apparent by a darkening of the gut contents, this darkening commencing when the worker larva is 9-11 days old and when the sexual larva is 14-17 days old. Explanations of this darkening phenomenon are discussed. In *M. pharaonis* (L.) it seems probable that caste determination is trophogenic—the difference between worker and sexual seems to be due to generous feeding of the sexual larvae for a further period of 6-10 days.

1947. KUWABARA (M.). — **Faktoren über die Weiselbildung bei der Honigbiene [Dobutsu-Zasshi, 57, 204 (I), 207 (II), Japanisch, Abstrakt]. — 1947. Ueber die Regulation im weisellosen Volke der Honigbiene (*Apis mellifica*), besonders die Bestimmung des neuen Weisels (Journ. Fac. Sc. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zoology, 9, 359).**

Zeitdauer vom Ausbrüten bis zum Gedeckeltwerden wird im weisellosen Volke beträchtlich verkürzt. Fütterungshäufigkeit für einzelne Zellen im weisellosen Volke steht am Anfang der Larvenzeit höher als beim normalen, und sinkt tiefer im späteren Larvenzeit, während bei Weisellarven eine plötzliche Steigerung der Fütterungshäufigkeit, die dem Zeitpunkt der 3. Häutung entspricht, auftritt. Dies bedeutet das Fehlen eines entscheidenden Faktors für Weiselbestimmung seitens Larven. Bald nach Entweiselung entstehen Ausdehnung des Tagesalterbereiches der Brutammen und regulatorische Verspätung der Degeneration von Pharyngealdrüsen. Im weisellosen Volke übertrifft die Ovarienentwicklung der Arbeiterinlarven allgemein diejenige im normalen Volke, wahrscheinlich durch stärkere Futterzufuhr. Die Brutammen von Weisel- u. Arbeiterinlarven stimmen im Alter überein. Wahrscheinlich ist das Larvenfutter der Weisellarven qualitativ nicht anders als das der Arbeiterinlarven.

1951. KUWABARA (M.), UCHIDA (T.) (S. UCHIDA T.).

1952. KUWABARA (M.). — **Ueber die Funktion der Antenne der Honigbiene in bezug auf die Raumorientierung [Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.), 1, 13].**

In bekannter Gegend verlangsamt sich nicht der Rückflug der fühllosen Bienen, im Gegensatz zu demjenigen von Blinden od. von Fühllosen in unbekannter Gegend. Wolfs gedrehte Transportierung von Bienen wurde nachgeprüft, aber erzeugte nur negatives Ergebnis. Ueberwiegende Wirkung des Dressurortes bei Ort-Figur Konkurrenz verschwindet völlig nach Antennenamputation. Geprüft mit Drehtrommel, zeigen die Fühllosen keine Kompensationsbewegung gegen die ausgeführte Drehung. Annehmend das Johnston'sche Organ als den Drehungsrezeptor, wurden zwei Hypo-

thesen erarbeiter: 1. Perzipieren der durch Trägheitsmoment des Funiculus bedingten Spannungsveränderung der Gelenkhaut zwischen Funiculus-Pedicellus. 2. Perzipieren der durch Drehung herbeigeführten Störung der Druckverteilung von Körperflüssigkeit. Erste Hypothese wurde durch unverändertes Verhalten von partiell-antennektomisierten Tieren verneint. Dagegen wurden keine negativen Evidenzen in bezug auf die zweite Hypothese gefunden.

1951. MORIMOTO (R.), IWATA (K.), YASUMATSU (K.). — **Observations on *Bombus diversus* Smith (*Hym.*, *Apidæ*) (*Mushi*, 22, 51).**

Notes on field obs., structure of a nest and variability of adult individuals emerged from a same nest.

1953. MORIMOTO (R.), IWATA (K.), YASUMATSU (K.). — **On the nesting sites of *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Studies on the social Hymenoptera of Japan, I) (*Sc. Bull. Fac. Agric., Kyushu Univ.*, 14, 235 (in Japanese with English résumé).**

Nests are constructed abundantly in 1. places nearest to the habitat of their prey (narrowness of foraging area) 2. on east and south sides of foundation sites and microtopographically 3. at situations where the air circulation stagnates sufficiently.

1953. MORIMOTO (R.), IWATA (K.), YASUMATSU (K.). — **Nest construction by founding females of *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Studies on the social Hymenoptera of Japan, II) (*Ibid.*, 14, 247) (in Japanese with English résumé).**

No pleometrosis are found in 332 nests observed. Adaptative constructions of nests, f. ex., in not rounded but compressed petioles attached perpendicular to a vertical nesting surface.

1950. SAKAGAMI (SH. F.). — **Zwei Schmarotzerhummeln von den Kurilen-Inseln (Systematische Studien der Hummeln, II) (*Ins. Mats.*, 17, 80).**

Entdeckung von *Psithyrus (Fernaldaeps.) flavidus frisoni* u. *Ps. (Ashtonips.) bohemicus* aus den Kurilen.

1950. SAKAGAMI (SH. F.). — **Einige Versuche über den Geschmacksinn der Hummeln (*Kontyu*, 18, 4) (Japanisch mit Deutscher Zusamm.).**

Mundgeschmacksinn einiger Hummelarten für Zucker u. Kochsalz. Annahmschwelle für Rohr- u. Traubenzucker liegt je 1/16-1/32 M. u. 1/2-1/8 M. Feststellung der salzigen Geschmacksqualität durch Gemischlösung von Zucker u. Kochsalz.

1950. SAKAGAMI (SH. F.). — **Zur Hummelfauna von Formosa (Systematische Studien der Hummeln I) (*Ibid.*, 18, 19) (Japanisch mit Deutscher Zusamm.). — 1951. *Bombus (Agrobombus) senilis* Smith und ihr Nest (Systemat. Stud., III) (*Mushi*, 22, 9). — 1951. Einige Beobachtungen über den Blumenbesuch der Hummeln (*Ins. Ecol.*, 3, 75) (Japanisch).**

Liste von 34 Pflanzenarten, besucht von Hummeln, nebst Beschreibung des Nektarraubes durch *Bombus (B.) sapporensis (speciosus* in dieser Arbeit).

1952. SAKAGAMI (SH. F.). — **Arbeitsteilung der Bienenarbeiterinnen in einem Zwergvolke (*Kagaku*, 22, 307) (Japanisch, Abstrakt). — 1952. Verhalten der Honigbiene in der visuellen Lernsituation mit schachbrettmustriger Struktur (*Kagaku*, 22, 425) (Japanisch, Abstrakt).**

1952. SAKAGAMI (SH. F.), UCHIDA (T.). — S. UCHIDA (T.).

1953. SAKAGAMI (SH. F.). — **Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene (Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes)** *Apis mellifera* L. I (*Jap. J. Zool.*, **11**, 117).

Bei einem Zwergvolk wurde Arbeitsteilung der Arbeiterinnen beobachtet. Wichtigkeit des Tagesalters u. der Periodensukzession in Lebensgeschichte bei Arbeitsgeilung wurde bestätigt, aber nur mit einer beträchtlichen Individuendifferenz. Umgekehrte Altersbeziehung zw. Bruten u. Brutammen von Rösch wurde, wenigstens in diesem Volke, nicht gefunden. Gleichtägige Ausführung mehr als zwei Tätigkeiten wurde nicht selten beobachtet. Einige Erörterungen über die Arbeitsteilung der sozialen Insekten wurden hinzugefügt.

1953. SAKAGAMI (SH. F.). — **Ueber *Bombus (Diversobombus) diversus* Smith (Systematische Studien der Hummeln IV)** (*Journ. Fac. Sc., Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool., **11**, 182).

Mit kurzem Uebersicht der Untergattung *Diversobombus*.

1953. SAKAGAMI (SH. F.). — **Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen.** (Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L. II) (*Ibid.*, **11**, 343).

Ein kleines Bienenolk wurde aus ca. 250 neu ausgeschlüpfen und individuell markierten Bienen hergestellt. Die Lebensgeschichte dieses Völkchens wurde bis zum 40. Tag verfolgt. Ausführung von beinahe allen für Volksleben notwendigen Tätigkeiten wurde mehr od. weniger bis zum 38. Tag beobachtet. Individuendifferenz an Tätigkeitsausführung wurde verschiedenerlei analysiert. Auch wurden einige Betrachtungen über Tagesalter-Problem, Individualität und Regulation bei Sozialinsekten beigefügt.

1942. TSUNEKI (K.). — **A naturalist amid the battlefield**, 424 p., Tokyo, in Japanese.

Records and memories of author's observations during his military service in N. China and Inner Mongolia. Most of original observations concerns with solitary wasps. Records on the nesting habits of subsocial wasps, *Bembix weberi* ♂ *B. picticollis* and miscellaneous notes on a species of honey-ants belonging to *Myrmicinae* are included.

- TSUNEKI (K.). — **On the primitive sociality of *Cerceris haramandi* Pérez at their gregarious habitat** (*Kagaku*, **17**, 119) (in Japanese, abstract).

At the gregarious habitat with high density, *Cerceris haramandi* tends to possess no definite own nest. Consequently, the whole „colony“ tends to constitute a loosely integrated „society“, which differs qualitatively from societies of so-called social insects.

1948. TSUNEKI (K.). — **The long-nosed wasp, the Japanese *Bembix***, 303 p., Sapporo (in Japanese).

Results of numerous observations and experiments on the subsocial wasp, *B. niponica*. Using glass tubes and cells, details of their life modes were analysed.

1950. TSUNEKI (K.). — **Some experiments on colour vision in ants** (*J. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zoology, **10**, 77).

The colour vision of *Leptothorax congruus spinosior* was tested with rotating disc, but no positive evidences on the colour sentivity were obtained.

1953. TSUNEKI (K.). — **On colour vision in two species of ants, with special emphasis on their relative sensitivity to various monochromatic lights** (*Jap. J. Zool.*, **11**, 187).

Judging from the experiments undertaken with the careful control of various factors, esp. of brightness factor, certain positive evidences were obtained on the colour sensitivity of *Camponotus herculeanus* var. *obscripes* and *Leptothorax congruus* var. *spinosior*. But probably because of their too dim colour sense, no constant colour-behaviour association was established.

1951. UCHIDA (T.). — **Pollen-forager and nectar-forager in the honeybee** (*Kagaku*, **21**, 251) (*in* Japanese, abstract).

1951. UCHIDA (T.), KUWABARA (M.). — **The homing instinct of the honeybee, *Apis mellifica*** (*Journ. Fac. Sc., Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zoology, **10**, 87).

The longest record of orientation flight was 7'000 m, but they can orientate to the hive at least as far as the wings allow them to fly overwithout a rest. Orientation to the new hive situations is very rapid, but is reinforced by the following experience on the hive-surroundings. Topographical disturbance for the lineal flight affects markedly on the homing ability. Isolated bees retain the orientation to the original hive as long as they salive.

1952. UCHIDA (T.), SAKAGAMI (Sh. F.). — **Notes on the occurence of *Nosema apis* Zander, a pathogenic microsporidia of the so-called dysentery of honeybee in Hokkaido** (*Hokk. Prefect. Agric. Exp. St.*, Rep. No. **4**, 104) (*in* Japanese).

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS,
Librairie de l'Académie de Médecine,
120, boul. Saint-Germain, Paris (VI^e).
Dépôt légal : N° 1885, 2^e trim. 1954.

MARCA REGISTRADA

Imprimé en France.

4391-4-54. — Imprimerie CRÉTÉ
Corbeil-Essonnes (Seine-et-Oise).

NOTE POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées (*), illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e (France).

(*) 28 lignes de 67 caractères par page.

